


22500564519




ACTUALITÉS SCIENTIFIQUES ET INDUSTRIELLES

583

EXPOSÉS DE BIOPHYSIQUE

Publiés sous la direction de

RENÉ WURMSER

Directeur du Laboratoire de Biophysique de l'École des Hautes-Études

IV

LA BASE CHIMIQUE ET STRUCTURALE DE LA VISION

PAR

SELIG HECHT

Professeur de Biophysique (Columbia University, New-York)



PARIS

HERMANN & Cie, ÉDITEURS

6, Rue de la Sorbonne, 6

—

1938






ACTUALITÉS SCIENTIFIQUES ET INDUSTRIELLES



PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE MM.

René AUDUBERT
Directeur de Laboratoire à l'Ecole des Hautes Etudes
ÉLECTROCHIMIE THÉORIQUE

J.-P. BECQUEREL
Professeur au Museum d'Histoire Naturelle
OPTIQUE ET MAGNÉTISME AUX TRÈS BASSES TEMPÉRATURES

G. BERTRAND
Membre de l'Institut
Professeur à l'Institut Pasteur
CHIMIE BIOLOGIQUE

L. BLARINGHEM
Membre de l'Institut
Professeur à la Sorbonne
BIOLOGIE VÉGÉTALE

Georges BOHN
Professeur à la Faculté des Sciences
ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

J. BORDET
Prix Nobel
Directeur de l'Institut Pasteur de Bruxelles
MICROBIOLOGIE

J. BOSLER
Directeur de l'Observatoire de Marseille
ASTROPHYSIQUE

Léon BRILLOUIN
Professeur au Collège de France
THÉORIE DES QUANTA

Louis de BROGLIE
Membre de l'Institut
Professeur à la Sorbonne
Prix Nobel de Physique
I. PHYSIQUE THÉORIQUE
II. PHILOSOPHIE DES SCIENCES

Maurice de BROGLIE
De l'Académie Française
et de l'Académie des Sciences
PHYSIQUE ATOMIQUE EXPÉRIMENTALE

D CABRERA
Directeur de l'Institut de Physique et Chimie de Madrid
EXPOSÉS SUR LA THÉORIE DE LA MATIÈRE

E. CARTAN
Membre de l'Institut
Professeur à la Sorbonne
GÉOMÉTRIE

M. CAULLERY
Membre de l'Académie des Sciences
Professeur à la Faculté des Sciences
BIOLOGIE GÉNÉRALE

L. CAYEUX
Membre de l'Institut
Professeur au Collège de France
GÉOLOGIE

A. COTTON
Membre de l'Institut
Professeur à la Sorbonne
MAGNÉTO-OPTIQUE

Mme Pierre CURIE
Professeur à la Sorbonne
Prix Nobel de Physique
Prix Nobel de Chimie
RADIOACTIVITÉ ET PHYSIQUE NUCLÉAIRE

Véra DANTCHAKOFF
Ancien Professeur à l'Université Columbia (New-York)
Organisateur de l'Institut de Morphogenèse Expérimentale (Moscou Ostankino)
LA CELLULE GERMINALE DANS L'ONTOGENÈSE ET L'ÉVOLUTION

E. DARMOIS
Professeur à la Sorbonne
CHIMIE-PHYSIQUE

K. K. DARROW
Bell Telephone Laboratories
CONDUCTIBILITÉS DANS LES GAZ

Arnaud DENJOY
Professeur à la Sorbonne
THÉORIE DES FONCTIONS DE VARIABLE RÉELLE

J. DUESBERG
Recteur de l'Université de Liége
BIOLOGIE GÉNÉRALE EN RAPPORT AVEC LA CYTOLOGIE

CATALOGUE SPÉCIAL SUR DEMANDE

ACTUALITÉS SCIENTIFIQUES ET INDUSTRIELLES

583

EXPOSÉS DE BIOPHYSIQUE

Publiés sous la direction de

RENÉ WURMSER

Directeur du Laboratoire de Biophysique de l'École des Hautes-Études

IV

LA BASE CHIMIQUE ET STRUCTURALE DE LA VISION

PAR

SELIG HECHT

Professeur de Biophysique (Columbia University, New-York)



PARIS

HERMANN & Cie, ÉDITEURS

6, Rue de la Sorbonne, 6

—

1938



INTRODUCTION

(*a*) La nature des organes sensoriels

Le milieu dans lequel vivent les animaux est limité essentiellement à la surface de la terre, et peut donc être tenu pour constant dans son aspect le plus général. Dans ses détails, cependant, le milieu est toujours changeant. Il y a des variations dans la température, dans l'intensité lumineuse, dans la composition chimique, etc. C'est avec cette diversité et son évaluation que l'organisation sensorielle des animaux est en rapport. Au cours de l'évolution, les animaux ont développé divers organes sensoriels pour explorer et garder en mémoire telles parties ou telles phases de l'activité environnante qui présentent de l'importance pour l'organisme.

Il est visible que, pour atteindre à cette évaluation de la diversité du monde extérieur, les organes sensoriels doivent différer l'un de l'autre. Entre un type particulier de perturbation chimique ou physique et l'organe sensoriel qualifié pour l'enregistrer, une affinité spécifique est nécessaire. Cette corrélation spécialisée ne peut être absolue, car un organe sensoriel est un tissu vivant, et comme tel, sujet aux limitations des propriétés de la matière vivante. Par exemple, un organe aussi hautement individualisé que l'œil est amené en action dans sa manière propre par des genres de stimuli aussi divers qu'une poussée mécanique et qu'une décharge électrique, parce que d'une façon générale toute matière vivante est affectée par ces agents. Néanmoins, l'extrémité réceptrice d'un organe sensoriel doit posséder une configuration sensible au genre particulier de changement dans le milieu en-

vironnant qu'elle a charge d'enregistrer, faute de quoi elle ne serait pas spécifique pour ce changement.

Un organe sensoriel possède une fonction essentiellement double. D'une part il perçoit les modifications du milieu, et de l'autre il transmet cette information à une fibre nerveuse rattachée. La perception des changements extérieurs requiert un agencement spécialisé dans les processus sensoriels, adapté à la nature des altérations du milieu. Cependant, le dernier terme de l'opération sensorielle est de donner naissance à un influx dans le nerf relié à l'organe sensoriel. Les vingt dernières années de recherches dans la physiologie des nerfs ont montré que l'influx nerveux est essentiellement semblable dans les différents nerfs. Il est donc vraisemblable que la manière de provoquer cet influx est aussi la même dans l'un ou l'autre organe sensoriel. La production d'un influx nerveux est probablement accomplie d'une façon normale par une variation de potentiel dans une région donnée du nerf, ou par la sécrétion d'un agent humoral, et peut bien alors être ce que font en dernier lieu tous les organes sensoriels à leur extrémité transmettrice.

(*b*) **Qualités spécifiques**

Une telle description des organes des sens soulève aussitôt le problème de la qualité dans la perception sensorielle. La partie initiale de l'opération réceptrice est différente pour chaque organe sensoriel. L'effet dernier dans le système nerveux central est lui aussi différent pour chaque sens : nous voyons la lumière ; nous entendons le son ; nous goûtons les substances chimiques ; et tout ceci diffère en qualité dans la perception finale. Il pourrait alors sembler que l'action spécifique du milieu sur la substance spécialisée dans l'organe sensoriel est ce qui produit la spécificité, ou qualité de la réponse qui en résulte dans le cerveau. Pourtant, entre elles deux intervient un influx nerveux qui, parce qu'il est semblable dans tous les organes sensoriels, fait disparaître la spécificité de chacun. Comment alors la qualité spécifique est-elle transmise au cerveau ?

Cette situation fut pleinement comprise, il y a un siècle, par Johannes Müller (1840). Müller indiquait, d'abord, que des ré-

cepteurs différents produisent des résultats sensoriels qualitativement spécifiques ; puis, de quelque manière qu'un récepteur donné soit mis en action, que son effet sensoriel est qualitativement constant. Un effet visuel sera toujours associé à la stimulation de l'œil, que cette stimulation soit produite par la lumière, par une pression, ou par un courant électrique. Sa conclusion était que l'agent excitateur employé n'a rien à faire avec l'activité spécifique d'un organe sensoriel donné. En échange il supposait que chaque système sensoriel possède une « énergie » ou une « qualité » définie qui produit son effet sensoriel spécifique — œil, la vision ; oreille, l'ouïe... — et que cette qualité est évoquée, de quelque manière que l'organe sensoriel soit mis en action. Müller pensait que cette énergie spécifique est associée avec le nerf qui relie au cerveau l'organe sensoriel. Mais il avait pleine conscience que la spécificité pourrait ne pas résider dans le nerf afférent, mais se trouver plus enfouie dans le système nerveux central.

Les travaux modernes ont servi à corroborer et à amplifier l'analyse de Müller, en établissant la similitude essentielle des influx nerveux. Certaines exceptions sont à remarquer. Par exemple, Weiss (1931, 1936), a été conduit à rejeter l'idée de Müller et à supposer des différences spécifiques dans les influx nerveux à cause du comportement régularisé des groupes musculaires dans certaines conditions. En quelle mesure ceci est décisif ne peut être jugé maintenant. Des différences quantitatives dans les changements potentiels intervenant dans les fibres nerveuses connues pour transporter des sortes particulières d'influx ont été trouvées par Erlanger et Gasser (voir Erlanger 1926-27), et par Matthews (1929). Pourtant, ces différences dépendent premièrement, non de l'organe terminal qui suscite les influx, mais du diamètre de la fibre qui les transmet. En fait, les influx moteurs et sensoriels ont souvent les mêmes propriétés quantitatives, comme c'est le cas avec le groupe α des influx, étudié par Erlanger et Gasser.

Très probablement la fonction d'une fibre nerveuse particulière dépend de sa terminaison. Ainsi, par le croisement approprié et l'union subséquente de nerfs aussi spécifiquement différents que le sympathique cervical et le vague, Langley (1898) a montré que les influx qui produisent normalement une inhibition car-

diaque peuvent être amenés à produire une contraction des artérioles de l'oreille, et *vice versa.* L'effet spécifique produit par un influx nerveux est déterminé par la sorte de tissu dans laquelle il se termine, et par le genre de terminaison qu'il a dans ce tissu. En d'autres termes, les différences qualitatives, dans l'effet des influx nerveux sont dues à des pré-arrangements de structure.

Ceci est significatif pour la compréhension des diverses qualités montrées par les organes sensoriels différents. De plus, c'est important même pour un organe comme l'œil qui, dans la vision des couleurs, sépare la portion restreinte de l'énergie extérieure que nous appelons rayonnement visible en une série d'effets sensoriels reliés entre eux mais qualitativement uniques que nous nommons rouge, bleu, vert, etc.

Pour l'étude des organes sensoriels, le fait de reconnaître la similitude essentielle des influx nerveux est de valeur, en ce qu'il écarte le problème qualitatif des organes sensoriels eux-mêmes. La science s'occupe primordialement des relations quantitatives entre les phénomènes. En éloignant des opérations sensorielles la qualité, on leur laisse seulement leurs aspects quantitatifs, et leur étude en termes de physique et de chimie devient par conséquent une possibilité raisonnable.

(*c*) **Signification de la vision**

S'il nous faut en juger par la quantité de tissu nerveux qu'il contient, l'œil est le plus important organe sensoriel du corps. Chaque nerf optique contient environ 800.000 fibres nerveuses. L'organe sensoriel qui l'approche le plus en importance est l'oreille, dont le nerf cochléaire ne renferme que 14.000 fibres environ. Evidemment, l'organisme tient la lumière pour un outil particulièrement utile dans l'exploration des détails immédiats du milieu environnant.

Du point de vue physicochimique ce choix est bien fondé. La radiation révèle le comportement des atomes et molécules et de leurs parties constitutives ; à tel point, que la radiation est devenue le principal outil des recherches physiques d'aujourd'hui. Les radiations particulières dont les longueurs d'ondes tombent entre 400 et 700 mμ sont en rapport avec les change-

ments subis par les électrons dans les couches externes des atomes et molécules, et représentent ainsi les propriétés chimiques ordinaires de ces molécules et de ces atômes. C'est précisément à la radiation de ces longueurs d'ondes que les yeux de la plupart des animaux sont sensibles. La radiation visible est ainsi éminemment utile pour l'organisme comme indicateur des propriétés chimiques.

La valeur de la vision pour l'organisme est attestée par l'intérêt scientifique qu'elle présente. L'œil est le plus richement documenté de tous les organes sensoriels. Apparemment, chaque phase de sa sensibilité a été enregistrée ; presque chaque aspect de son comportement a été éprouvé. Pourtant, à quelques honorables exceptions près, la plus grande part de ce travail a surtout été descriptive. Ce fut historiquement nécessaire et utile, et cela servit à formuler les problèmes, et à admettre leurs implications.

Dans ces dernières années on a accumulé une considérable somme de faits nouveaux et extrêmement précis, donnant en termes quantitatifs les propriétés de plusieurs fonctions visuelles. Par surcroît, beaucoup des anciennes mensurations ont été nouvellement reprises, et tout le domaine de la physiologie de la vision a pris une forme quantitative et une unité inconnues de la génération précédente. C'est l'objet de cette petite monographie que de réunir ces évaluations et ces mesures récentes, et de montrer leur dessin intrinsèque et sous-jacent. Ce résultat sera atteint de deux manières. La première concerne la relation des faits à leur base morphologique dans les cônes et les bâtonnets de la rétine, tandis que la seconde traite des aspects quantitatifs des faits dans leur relation avec les possibles systèmes chimiques présents dans les éléments récepteurs de la rétine.



CHAPITRE I

LA DUALITÉ DE LA FONCTION VISUELLE

(*a*) **Résumé historique**

Les mesures qui font comprendre la nature de l'opération visuelle ont été prises avec les photorécepteurs d'une grande variété d'animaux. Le principal parmi ces récepteurs est l'œil de l'homme. Cette prééminence de la vision humaine est due non seulement à la variété des fonctions que l'on a étudiées, mais à l'abondance et à la précision des faits recueillis. Il n'est pas possible de comprendre ces mensurations sans garder constamment dans l'esprit le fait que la rétine humaine, — et, en général, celle des vertébrés, — contient deux sortes différentes de récepteurs, les cônes et les bâtonnets ; et que l'œil des vertébrés doit par conséquent être considéré non comme un organe sensoriel unique, mais comme deux organes.

Examinons l'œil humain. Structuralement, le centre de la rétine est exclusivement occupé par des cônes, tandis que le reste de la rétine contient à la fois des cônes et des bâtonnets, et que ceux-ci prédominent en nombre croissant vers la périphérie. Puisque dans une lumière intense la vision est plus efficace au centre de la rétine, tandis que dans une lumière faible elle l'est plus dans la périphérie, l'idée d'un organe visuel double fait associer les cônes à la vision sous une grande intensité lumineuse, et les bâtonnets à celle effectuée sous une lumière faible. De plus, puisque les grandes intensités lumineuses nous permettent de voir les couleurs que nous ne distinguons pas sous les intensités faibles, nous pouvons tenir les cônes pour les récepteurs spécifiques des couleurs, et les bâtonnets pour les récepteurs généraux de la lumière, indépendamment des couleurs.

Sous cette forme particulière, l'idée de la dualité de l'organe sensoriel rétinien fut avancée par Max Schultze en 1866, sur la

base des études histologiques qu'il avait faites de la rétine des vertébrés, associée aux connaissances physiologiques fournies par ses contemporains Aubert (1865) et Helmholtz (1866). Pourtant, personne ne semble avoir accordé aucune attention à cette idée, — ce qui est curieux car Schultze était en son temps une personnalité importante, et ses travaux histologiques étaient connus et appréciés. L'indifférence à son hypothèse était si complète qu'elle n'est pas même mentionnée dans la seconde édition de l'*Optique Physiologique* d'Helmholtz, qui parut en fascicules de 1884 à 1894, et fut enfin publiée en volume en 1896. A cette époque, la notion d'une fonction rétinienne double avait été indépendamment suggérée par Parinaud (1881) comme le résultat de ses observations sur l'héméralopie et autres troubles pathologiques de la vision, et par von Kries (1895) comme l'explication de nombreuses propriétés et ramifications du phénomène de Purkinje (Purkinje 1825 ; Dove, 1852).

Les observations de Purkinje et celles, postérieures, de Dove, avaient montré que quand des couleurs largement différentes sont, dans une lumière intense. associées par leur éclat, ces groupements ne valent plus dans une lumière faible, et inversement. Parinaud (1884, 1898) avait tenté d'expliquer la présence de ce phénomène dans la périphérie visuelle, aussi bien que son absence dans la fovea, par les propriétés du pourpre visuel. Mais ce fut le mérite de von Kries que de l'attribuer correctement à la sensibilité différente des cônes et des bâtonnets dans le spectre, — une conception qui est restée fondamentale.

Depuis sa réintroduction par von Kries et par Parinaud, l'idée d'une fonction rétinienne double a été nommée Théorie de la Dualité, et a persisté jusqu'à ce jour, en dépit des critiques de Hering (1915) et Hess (pour un résumé voir Hess, 1922), critiques basées largement sur le résultat d'expériences que nous savons à présent être erronées (cf. spécialement Dieter, 1924 ; et Gross, 1928). Avec les années, les témoignages en faveur de la Dualité sont devenus plus étendus et plus impressionnants, et quand avant sa mort von Kries (1929) résuma la position de sa théorie, il peut tenir pour certain que la double fonction de la rétine par les cônes et les bâtonnets était en physiologie un concept bien établi.

Le résumé qu'écrivit von Kries repose principalement sur les im-

plications rudimentairement quantitatives du phénomène de Purkinje. Jusqu'à un certain point von Kries n'était pas au courant des derniers développements qui concernent la vision, et n'en fit pas état dans son travail. Mais depuis 1929 les faits les plus récents dont on puisse faire usage non seulement sont plus nombreux que ceux connus de von Kries, mais possèdent une précision et un caractère définitif beaucoup plus grands. Ces récentes mensurations coïncident aisément et d'une façon frappante avec la théorie de la Dualité, et en trouvant en elle leur explication, servent ensuite à rendre plus solide sa formulation initiale.

(*b*) **La configuration de la mosaïque rétinienne**

Par les données présentées dans les pages qui suivent, nous verrons que la dualité fonctionnelle de la vision humaine est rendue évidente par beaucoup de mensurations physiologiques seules, sans recourir à des considérations morphologiques. Pourtant, il est instructif d'examiner l'organisation de la rétine parce que les faits sont plus aisément compris d'après cette organisation. De plus, quelques-unes des récentes mensurations ont été spécialement entreprises sur la base de l'aspect histologique de la rétine, et tirent de là leur signification critique. Pour l'intelligence de ces mesures une connaissance de la structure rétinienne est essentielle.

Les éléments récepteurs de la rétine sont les cônes et les bâtonnets, dont l'aspect et les relations sont familiers, et peuvent être trouvés en image et en description dans chaque traité élémentaire d'histologie ou de physiologie. Ce qui est moins familier est que les bâtonnets et les cônes sont répartis dans la rétine selon une configuration définie (Schultze, 1866 ; Rochon-Duvigneaud, 1907 ; Wolfrum, cité par Dieter, 1924 ; Österberg, 1935). Il y a une aire centrale, dont le diamètre est très proche de 1,5°, et qui est complètement privée de bâtonnets, tandis qu'une aire légèrement plus large, d'un diamètre de 2°, en contient si peu qu'elle peut être considérée comme n'en renfermant pratiquement point. En dehors de cette région centrale restreinte, la rétine contient des cônes et des bâtonnets.

Rochon-Duvigneaud a montré que le centre même de la région

privée de bâtonnets contient environ 5.000 cônes étroitement serrés, chacun entre 2,0 et 2,5 μ de diamètre. Ce bouquet central, Österberg lui trouva une densité de près de 150.000 cônes par millimètre carré. Du centre à la périphérie le nombre des cônes dans chaque aire décroît tout d'abord rapidement, puis moins vite. Au bord de l'aire sans bâtonnets la densité est déjà tombée à environ 75.000 cônes par millimètre carré ; à 5° en dehors la densité est à peu près de 15.000 cônes par millimètre carré ; et au delà de 10° en dehors elle est d'environ 5.000 cônes par millimètre carré pour le reste de la rétine.

D'autre part, les bâtonnets croissent rapidement en nombre après leur apparition. A 2° du centre ils sont déjà 60.000 par millimètre carré, et continuent à croître régulièrement jusqu'à ce qu'il atteignent à 18° une densité maximum de 150.000 par millimètre carré. Au delà de 18° la densité des bâtonnets décroît quelque peu, en sorte qu'à 60° en dehors elle est encore de 70.000 bâtonnets environ par millimètre carré.

Il est visible que la mosaïque rétinienne n'est pas d'une structure uniforme. Par conséquent, il est recommandable de conserver dans l'esprit sa configuration pendant que nous examinons les mesures dans les chapitres qui vont suivre.

CHAPITRE II

LA VISION DANS LE SPECTRE

(*a*) Faibles intensités et fonction des bâtonnets

La plus ancienne différence physiologique reconnue entre cônes et bâtonnets dépend de la sensibilité relative de l'œil au spectre, à faibles ou grandes intensités. Nous considérerons ceci tout d'abord dans sa relation avec les bâtonnets.

Quand le spectre visible est réduit à une intensité proche du seuil et qu'il est vu par un œil adapté à l'obscurité, il paraît incolore. Commençant peut-être avec Ebert (1888) et Langley (1888), un nombre de chercheurs (Hillebrand, 1889 ; Koenig et Ritter, 1891 ; Abney et Festing, 1893 ; von Kries et Nagel, 1896 ; Schaternikoff, 1902 ; Pflüger, 1902 ; et Trendelenburg, 1904) étudia la relation entre la longueur d'onde et la somme de lumière requise pour produire une clarté spécifique au seuil ou proche de lui.

La principale difficulté dans ces travaux anciens est que la distribution d'énergie dans le spectre n'était pas connue, et donc que l'effet relatif produit par le spectre dépendait de la source lumineuse particulièrement employée. Les meilleures mesures furent prises par Koenig, qui corrigea ses données sur la distribution de l'énergie spectrale d'après les mesures faites par Langley de la lumière solaire. Koenig trouva que la visibilité maximum de ses divers sujets, dans une clarté faible, était environ de 500 $m\mu$, quelles que fussent leurs autres caractéristiques visuelles.

Trente ans après Koenig, Williams et moi (Hecht et Williams, 1922) avons de nouveau étudié la relation avec des méthodes modernes, créant nos propres mesures d'énergie, et employant

48 individus normaux pour obtenir une donnée moyenne. Plus tard Kohlrausch (1923), Laurens (1924), et Sloan (1928) refirent les mensurations avec chacun un observateur, et s'accordèrent avec nous pour situer l'efficacité maximum du spectre de basse intensité à très près de 510 $m\mu$. Nos données moyennes sont montrées dans la partie inférieure de la figure 1. Elles indiquent l'énergie relative requise par les yeux à diverses longueurs d'ondes pour voir une lumière légèrement au-dessus du seuil après une heure d'adaptation à l'obscurité. Il ne paraît guère douteux que ces données représentent l'activité des seuls bâtonnets. A des intensités aussi basses la fovea, contenant une prédominance de cônes, est complètement aveugle ; et les mensurations sont mieux prises avec de larges champs tombant bien dans la périphérie de la rétine.

L'efficacité du spectre dans les faibles intensités a été déterminée pour seulement deux autres mammifères. Graham et Riggs (1935) la mesurèrent chez le rat blanc, employant le potentiel rétinien comme un indice ; et Brown (1936) l'examina chez le lapin, employant un réflexe respiratoire conditionné. Dans chaque cas l'efficacité spectrale fut presque identique à celle que Williams et moi avions trouvée pour l'œil humain. La sensibilité spectrale du rat blanc est la même à faible ou grande intensité ; sa vision est donc entièrement fonction des bâtonnets. Ceci correspond à la démonstration histologique que la rétine de cet animal contient seulement des bâtonnets et point de cônes, et ne possède pas une région centrale où les éléments sont en groupe compact (voir spécialement Lashley, 1932).

Il est évident que les yeux humains auxquels fait complètement défaut la vision des couleurs, et chez lesquels par conséquent les cônes n'ont pas d'activité, doivent en cela ressembler à l'œil du rat blanc et devraient présenter, à toutes les intensités, l'effectivité spectrale de basse intensité. Des mesures avec un chromopsien atteint de chromopsie intégrale furent prises d'abord par Donders (1882) et bientôt après par Koenig et Dieterici (1886). Après les mensurations d'Hildebrand (1880), faites à basses intensités, il apparaissait que les données du sujet, quoique obtenues à des intensités ordinaires, étaient semblables aux données de l'intensité basse normale obtenues avec un spectre similaire. Ceci fut confirmé par Hering (1891), par Koenig et Ritter (1891),

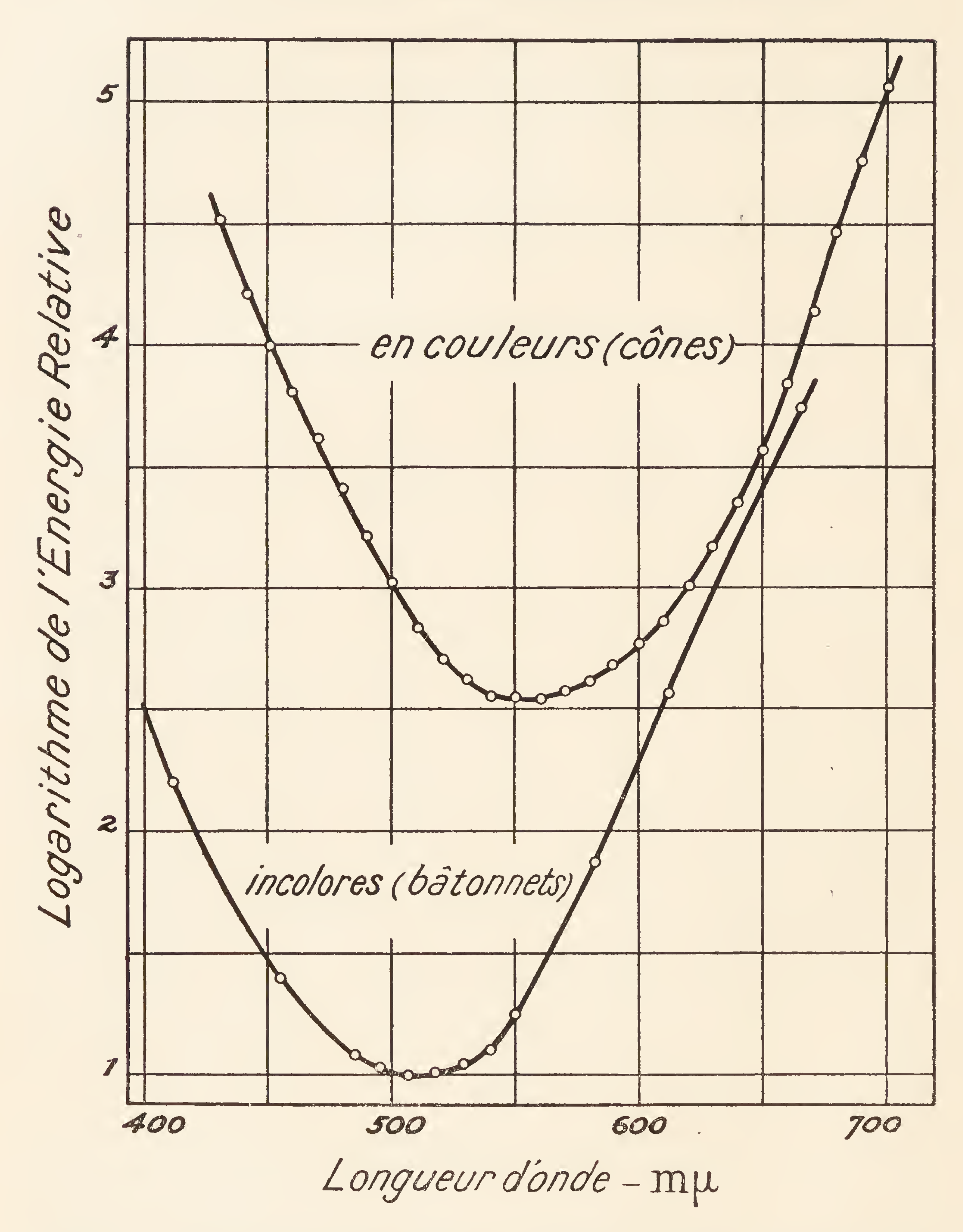


Fig. 1. — Relation entre la longueur d'onde et l'énergie relative requise pour produire un effet visuel spécifique dans les grandes ou les faibles clartés. Ces données inférieures viennent de Hecht et Williams (1922) et représentent l'énergie relative requise pour produire une clarté à peine perceptible après une longue adaptation au noir. Les données supérieures viennent de Hyde, Forsythe et Cady (1918) et indiquent l'énergie relative pour produire une grande clarté donnée, en employant seulement la fovéa. Ces deux courbes sont chacune tracées avec exactitude d'après leurs données correspondantes. Leur séparation verticale, cependant, a été arbitrairement arrangée de telle sorte qu'elles coïncident presque à l'extrémité rouge du spectre ; c'est là une expression graphique du fait que les seuils incolore et coloré de l'œil sont presque identiques dans le rouge.

plus tard par May (1907), entre autres, et récemment par Geldard (1933). Geldard fut en fait le premier à déterminer la distribution de l'énergie dans le spectre employé pour les mensurations avec le sujet atteint de chromopsie, et trouva que même quand les mensurations de la sensibilité spectrale étaient faites à des intensités modérément brillantes, la distribution résultante doublait pratiquement nos mesures de 1922 aux intensités de seuil montrées dans la figure 1.

(*b*) **Le pourpre visuel**

La plus intéressante propriété de la courbe inférieure dans la figure 1 est sa relation au spectre d'absorption du pourpre visuel, ce pigment photosensitif qui se trouve dans les segments extérieurs des bâtonnets. Le pourpre visuel fut découvert par Boll (1876) et extrait de la rétine par Kuehne (1879) qui détermina beaucoup de ses propriétés. Depuis, il a été étudié par Koenig (1894), par Koettgen et Alebsdorff (1896), et par Trendelenburg (1904, 1911), qui tous s'intéressèrent principalement à son spectre d'absorption ; par Garten (1906, 1907), par Hosoya et Bayerl (1933) et par Hosaya seul (1933), qui s'occupèrent des changements dans ce spectre d'absorption pendant et après sa décoloration ; par Hecht et Chase (1934) et par Chase (1936), qui ont partiellement éclairé les oppositions qui sont dans les travaux des chercheurs précédents ; par moi-même (Hecht, 1920 *a*, *b* ; 1924 *a*), et par Weigert et Nakashima (1929, 1930), qui étudièrent certains aspects de sa photochimie ; et par Wald (1933 ; 1934 ; 1935 *a*, *b* ; 1936), qui a fourni des renseignements importants sur sa constitution chimique.

Si le pourpre visuel est le matériel photosensitif chargé de la vision des bâtonnets, son spectre d'absorption devrait alors être intimement apparenté à la sensibilité spectrale de l'œil sous de faibles intensités. Au commencement, il faut admettre qu'un effet visuel exactement perceptible requiert l'absorption d'un total constant d'énergie, I_a, sans s'occuper des longueurs d'ondes. Strictement, la supposition serait qu'un nombre constant de quanta est requis, mais à cause du petit étendue de longueurs d'ondes la différence entre les deux est négligeable. Si I est l'énergie incidente,

a la concentration du pourpre visuel et ε le coefficient d'absorption, alors

$$(1) \qquad I_a = I(1 - e^{-\varepsilon a})$$

aux termes de la loi de Beer. L'exponentielle se développe en série :

$$(2) \qquad e^{-\varepsilon a} = 1 - \varepsilon a + \frac{\varepsilon^2 a^2}{1.2} \cdots$$

dans laquelle les termes ayant des puissances plus grandes que l'unité peuvent être négligés parce que seulement les effets de seuil et les petites concentrations entrent en compte. En remaniant (1), nous obtenons

$$(3) \qquad \varepsilon = I_a / Ia$$

qui établit le coefficient d'absorption comme inversement proportionnel à l'énergie incidente requise pour un effet de seuil.

Koenig le premier (1894) fit cette comparaison. Ses données concernant la visibilité, approximativement corrigées pour la distribution d'énergie dans le spectre, sont semblables aux données d'absorption du pourpre visuel obtenues d'un seul œil humain, quoique les deux maxima paraissent différer d'environ 5 mμ. Plus tard, Trendelenburg (1904, 1911) montra que la vitesse de décoloration du pourpre visuel suit son spectre d'absorption, et est aussi étroitement reliée à la courbe de visibilité par basse intensité. Trendelenburg ne mesura pas la distribution de l'énergie spectrale ; ses résultats, corrigés approximativement pour l'énergie par Henri et Larguier des Bancels (1911), ressemblent en gros à ceux de Koenig.

Une comparaison adéquate entre la courbe de visibilité et le spectre d'absorption du pourpre visuel devint possible seulement quand les données exactes de la figure 1, purent être employées. La figure 2 montre cette comparaison entre (a) nos données transcrites comme visibilité, c'est-à-dire, l'inverse de l'énergie requise et (b) le spectre d'absorption du pourpre visuel chez le singe et chez le lapin tel que le mesurèrent Koettgen et Abelsdorff (1896). Les données de Koettgen et Abelsdorff sont les plus complètes ; pourtant, à cause de la méthode employée, leurs déterminations à 440 et 420 mμ sont probablement fautives, et ont été omises (cf. Garten, 1907 ; Chase, 1936).

La figure 2 montre que les deux séries de données sont presque identiques mais que la courbe de visibilité est déplacée d'à peu près 7 mμ vers le rouge. Cette différence apparaît même dans les anciennes données de Koenig et Trendelenburg. Puisque les courbes de visibilité par intensité basse du lapin et du rat blanc sont pratiquement identiques à celle de l'homme, ce déplacement re-

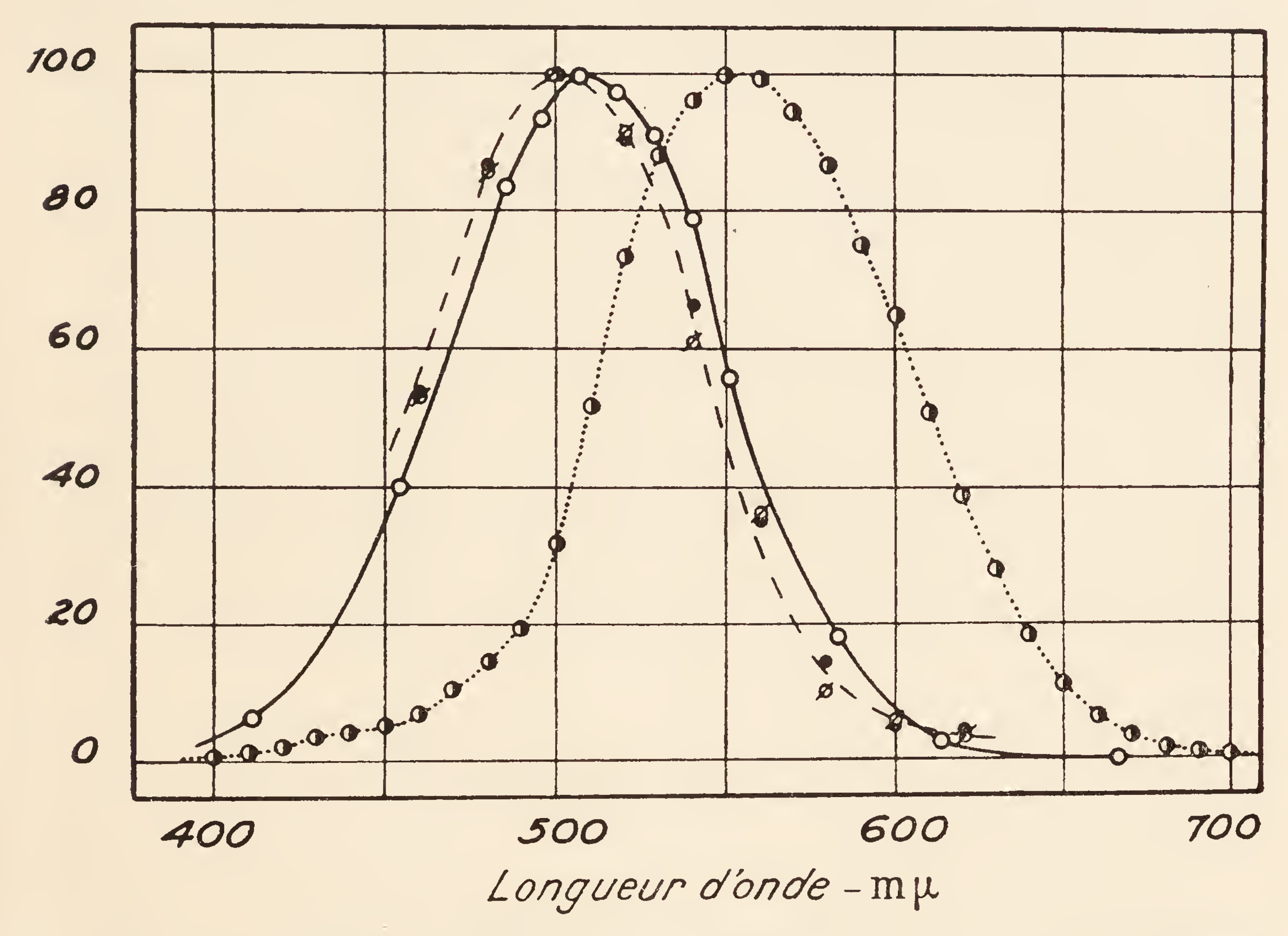


Fig. 2. — Courbes de visibilité et spectre d'absorption du pourpre visuel. Les cercles évidés et les lignes pleines dénotent l'effectivité relative du spectre aux plus faibles intensités ; elles sont semblables aux énergies de la figure 1, arrangées de telle sorte que l'effectivité maximum est 100. Les cercles pleins et ceux traversés d'une barre montrent chez le lapin et le singe respectivement les coefficients d'absorption du pourpre visuel également calculés pour un maximum de 100 ; les mesures viennent de Koettgen et Abelsdorff (1896). Les cercles demi-pleins et les lignes pointillées sont les données moyennes de Gibson et Tyndall (1923) pour la visibilité du spectre aux grandes intensités par des personnes dont la vision colorée est complètement normale.

latif au spectre d'absorption est présent également en elles. De plus, le travail de Chaffee et Hampson (1924) sur la sensibilité spectrale de l'œil de la grenouille montre aussi un déplacement de grandeur semblable en relation à l'absorption du pourpre visuel chez la grenouille telle que l'ont mesurée Koettgen et Abelsdorff.

Ce déplacement peut être dû à la différence du milieu. Le pourpre visuel qu'on mesure au spectrophotomètre est en solu-

tion aqueuse, tandis que dans la rétine il est mêlé aux denses et très réfringents segments extérieurs des bâtonnets. Aux termes de la loi de Kundt (Kundt 1878), le déplacement se fait dans la bonne direction, c'est-à-dire que l'absorption maximum tend vers le rouge lorsque croissent la densité et l'indice de réfraction du milieu (cf. spécialement Becking et Koning, 1934). Par conséquent nous pouvons conclure que les courbes de visibilité faible dans l'œil de l'homme, du rat, du lapin, et de la grenouille, correspondent au spectre d'absorption du pourpre visuel dans son état normal à l'extrémité segmentaire des bâtonnets.

Une petite preuve supplémentaire vient du fait que les poissons d'eau douce ont un pourpre visuel dont le maximum n'est pas à 500 mμ mais à 540 mμ (Koettgen et Abelsdorff), bien que les poissons de mer semblent se situer entre les deux nombres (Bayliss, Lythgoe et Tansley, 1936). Le pourpre visuel du poisson-lune *Lepomis* a son maximum d'absorption à 540 mμ, et Grundfest (1932 *a*) a trouvé que le maximum de sa courbe de visibilité par intensité faible est, lui aussi, à peu près à la même place.

(*c*) **Grandes intensités**

La visibilité du spectre dans les grandes luminosités est habituellement trouvée en mesurant à différentes longueurs d'onde l'énergie relative requise pour équivaloir à une grande luminosité constante. De telles mesures datent de Fraunhöfer (1814), qui employait l'éclat relatif du spectre comme un substitut pour la distribution d'énergie, alors inconnue. Après l'introduction par Langley de la mesure de l'énergie, l'efficacité visuelle du spectre par grandes intensités a été souvent déterminée.

Les meilleures parmi les anciennes mensurations furent faites par Koenig et Ritter (1891) qui par la photométrie directe comparèrent diverses parties du spectre avec une seule autre portion. C'est là une méthode assez grossière ; et depuis, divers procédés ont été imaginés pour éviter les difficultés subjectives de telles comparaisons hétérochromatiques. Des mesures ont été prises avec de nombreux sujets par Hyde, Forsythe, et Cady (1918), par Nutting (1920), par Ives (1912 *b*), par Coblenz et Emerson (1918). Beaucoup d'autres chercheurs, trop nombreux pour être

nommés, mesurèrent la distribution pour leur propre vision, mais en beaucoup de cas, excepté ceux spécialement mentionnés, la distribution d'énergie de la source n'était pas connue, et les faits sont inutiles en tant que témoignages absolus de la relation qui existe entre énergie et longueur d'onde.

Les données les plus adéquates sont probablement celles de Gibson et Tyndall (1923), qui employèrent les comparaisons hétéro chromatiques entre des régions un peu différentes de longueur d'onde. Les moyennes de quelques cinquante individus dont la vision des couleurs est normale se trouvent figure 2 ; les données sont presque identiques aux mesures antérieures de Hyde, Forsythe, et Cady, de Ives, et de Coblentz et Emerson. Le maximum est à 555 mμ, ce qui est de 45 mμ plus proche du rouge que la courbe de visibilité par intensité faible montrée aussi figure 2.

Anatomiquement, les mesures des grandes intensités de la figure 2 représentent sûrement le comportement des cônes, puisque les observations étaient faites avec des champs restreints aux limites de la fovea, qui est composée surtout de cônes. L'éclat lumineux était très grand, et la vision colorée dominait. Pourtant, même avec une lumière faible et une adaptation à l'obscurité, le comportement des cônes seul apparaît dans les courbes de visibilité, pourvu que des champs de seulement 1° environ soient employés (Sloan, 1928).

Il est difficile de dire ce que représente exactement la courbe de visibilité des cônes. En dernier examen, bien entendu, elle doit être la somme des spectres d'absorption de la matière sensible des cônes. Actuellement, en accord avec l'idée de Young (1807) d'une base de la vision colorée, il est généralement supposé qu'il y a trois genres de cônes, chacun avec sa propre substance sensible. Mais il n'y a pas unanimité d'opinions sur ces distributions de la sensibilité spectrale de ces trois récepteurs. Young supposait que leur absorption maxima était largement différente dans le spectre, et cette supposition fut adoptée par Helmholtz (1866), par Koenig et Dieterici (1892), et a persisté jusqu'à maintenant (cf. Wright, 1934). Plus tard (1891), Helmholtz changea d'opinion et pour de très bonnes raisons fit se ressembler l'une à l'autre les trois courbes d'absorption ; malheureusement ses courbes particulières ont chacune deux maxima, et quand elles sont totalisées ne ressemblent pas même de loin à la courbe de visibilité. J'ai montré (Hecht,

1930 ; 1931 ; 1932) qu'en vue de décrire avec quelque précision les données quantitatives de la vision des couleurs, particulièrement celles qui impliquent saturation, on doit admettre que ces trois espèces de cônes possèdent des spectres d'absorption qui se ressemblent, plutôt que l'inverse. De telles courbes d'absorption décrivent les données et quand elles sont ajoutées l'une à l'autre reproduisent exactement les courbes de visibilité.

Pour régler la question il serait bon d'isoler les cônes, ou d'extraire leur matière sensible, et de les mesurer. Malheureusement cela s'est jusqu'à présent avéré impossible. Même le témoignage fourni par von Studnitz (1932) pour prouver qu'une rétine composée seulement de cônes accuse, tout entier, une absorption décroissante après exposition à la lumière, est plutôt douteux ; des modifications photomécaniques dans une telle rétine sont connues pour se produire parfois (Garten, 1907 ; Arey, 1915 ; Detwiler, 1916), et ces modifications influenceraient certainement la transmissibilité d'un tissu semi-opaque comme la rétine.

(*d*) **Autres animaux**

Des autres vertébrés qui, comme l'homme, possèdent aussi à la fois cônes et bâtonnets, on peut attendre qu'ils présentent deux genres de courbe de visibilité, l'une aux faibles intensités et l'autre aux fortes. Une telle attente fut pour la première fois confirmée par Himstedt et Nagel (1900), et en plus grands détails par Piper (1904 ; 1905 *a*) qui trouvèrent deux courbes de sensibilité spectrale pour l'œil de la grenouille en mesurant les courants rétiniens produits par un éclairement (cf. toutefois Chaffee et Hampson 1924). De plus, Piper (1905 *a*) découvrit que des oiseaux diurnes tels que la poule domestique et le pigeon accusent une distribution de la sensibilité spectrale qui correspond à la courbe de visibilité des cônes par grande intensité telle qu'elle se présente chez l'homme ; tandis que des oiseaux de nuit comme le hibou, et des mammifères comme le chien, le chat et le lapin accusent eux aussi une seule courbe de sensibilité correspondant en ce cas à la courbe de visibilité des bâtonnets chez l'homme.

On sait que les poissons ont des cônes et des bâtonnets (Schultze 1866 ; Wunder 1925) ; et Bauer (1910, 1911) et von Frisch (1925)

décelèrent chez les poissons le phénomène de Purkinje, montrant que les courbes de visibilité par haute ou basse intensité diffèrent par la position dans le spectre. Grundfest (1932 *b*) a réellement déterminé les deux courbes pour le poisson-lune *Lepomis* et trouvé le maximum de faible intensité à 540 mμ et celui de grande intensité 30 à 60 mμ plus loin dans le rouge. La distance moyenne entre les deux maxima est environ la même que pour l'œil de l'homme et celui de la grenouille (Himstedt et Nagel, 1900 ; cf. spécialement Kohlrausch, 1931 *a*).

(*e*) **Conséquences**

Aux intensités faibles la courbe de visibilité est déterminée par les bâtonnets parce que les cônes ne fonctionnent pas, tandis qu'aux grandes intensités elle est donnée par les cônes qui sont prépondérants dans la fovea (cf. Abney et Festing, 1891 ; Rosenberg, 1928). Ce qui advient aux intensités intermédiaires dans les régions rétiniennes où se trouvent ensemble cônes et bâtonnets dépend si le travail de chaque système récepteur reste séparé ou fusionne dans l'effet sensoriel final.

Dans la luminosité la situation est simple. Koenig et Ritter (1891) pouvaient montrer que pour l'œil humain la clarté relative du spectre à diverses intensités passe graduellement d'un système à l'autre, et qu'à certaines intensités intermédiaires la visibilité du spectre accuse en fait deux maxima (Cf. aussi Sloan, 1928; Forbes, 1929). Il apparaît que la clarté est un état dans laquelle les deux systèmes rétiniens associent leurs effets par addition.

Il y a d'autres états dans lesquels les deux systèmes agissent plus indépendamment, et dans lesquels la transition de l'un à l'autre est assez abrupte. En vue de comprendre le comportement relatif à ces états il est bon de considérer à nouveau les courbes de visibilité, mais d'un angle légèrement différent. Ces deux courbes sont présentées figure 1 sous forme de l'énergie relative pour une clarté constante par rapport à la longueur d'onde. Chaque courbe est exacte en soi, mais la séparation verticale entre les deux est arbitraire parce que son étendue exacte varie quelque peu avec la position sur la rétine.

Commençant au niveau d'énergie le plus bas et se déplaçant

verticalement au long de n'importe quelle ordonnée, la lumière produit son premier effet visuel quand son intensité atteint la courbe des bâtonnets, et ceux-ci continuent de la ressentir pendant que s'accroît l'énergie, jusqu'à ce que la courbe des cônes soit atteinte. A ce point, si l'activité indépendante des cônes est admise, un changement définitif dans la nature de la fonction devient apparent, et se maintiendra pendant que croît l'intensité. La particularité significative de la figure 1 est qu'à cause des différents minima des courbes, cet intervalle de cônes à bâtonnets variera avec la longueur d'onde, étant très petit dans le rouge, et grand dans le bleu.

Une circonstance connexe est la sensation de couleur, caractéristique de la fonction des cônes. Les degrés d'intensités entre le seuil des bâtonnets et celui des cônes dans la figure 1, sont du ressort des bâtonnets et semblent incolores. Au-dessus de la courbe des cônes, la couleur fait son apparition. L'intervalle entre cônes et bâtonnets, entre couleur et non-couleur, serait alors minime dans le rouge et grand dans le bleu. C'est ce qui se produit en effet, et ce que montrent les travaux de Charpentier (1880) et Parinaud (1898) qui désignent la différence entre les seuils des bâtonnets et des cônes comme l'intervalle photochromatique.

Par rapport à l'intensité et au spectre, tous les phénomènes visuels qu'on va décrire montrent un degré suffisant d'indépendance dans la fonction des cônes et des bâtonnets pour que leurs effets puissent être aisément différentiés et compris dans les termes de la figure 1.

CHAPITRE III

ADAPTATION A L'OBSCURITÉ

(*a*) **Cônes et bâtonnets**

La capacité pour l'œil humain de croître en sensibilité pendant un séjour dans le noir fut d'abord décrite par Aubert (1865). Depuis, ce phénomène a été fréquemment étudié chez l'homme et chez d'autres animaux (pour un résumé voir Adams 1929 ; Müller 1932 ; et Hecht 1934 *a*). Pour l'œil humain. les données sont nettement celles que l'on pouvait en attendre d'après le fonctionnement des cônes et des bâtonnets.

Les plus anciennes mensurations, par Piper (1903), furent confirmées par Nagel (1911), puis par d'autres. Ces déterminations étaient faites avec la lumière blanche, de larges champs de mesure, et une observation périphérique. En général, les mesures accusent une décroissance continue du seuil se prolongeant pendant 30 minutes environ et couvrant une gamme d'intensité allant de 5.000 à une unité d'intensité.

Cette modification fut correctement attribuée aux bâtonnets en raison de sa localisation dans la périphérie rétinienne et de l'absence de couleur au seuil. En fait, il devint généralement admis que les bâtonnets seuls peuvent s'adapter à l'obscurité tandis que les cônes ne le peuvent pas, encore qu'on ait certaines preuves (Nagel et Schaefer 1904 ; Inouye et Oinuma 1911 ; Dittler et Koike 1912) que les cônes s'adaptent légèrement.

La question fut enfin résolue quand l'adaptation au noir de l'aire sans bâtonnets de la fovea fut exactement mesurée (Hecht 1921) et les raisons des précédents échecs devinrent apparentes. Ces mesures furent confirmées l'année suivante par Kohlrausch (1922), et plus tard par Graham (1930). La figure 3 montre les données, qui font apparaître que l'adaptation à l'obscurité de la fovea est

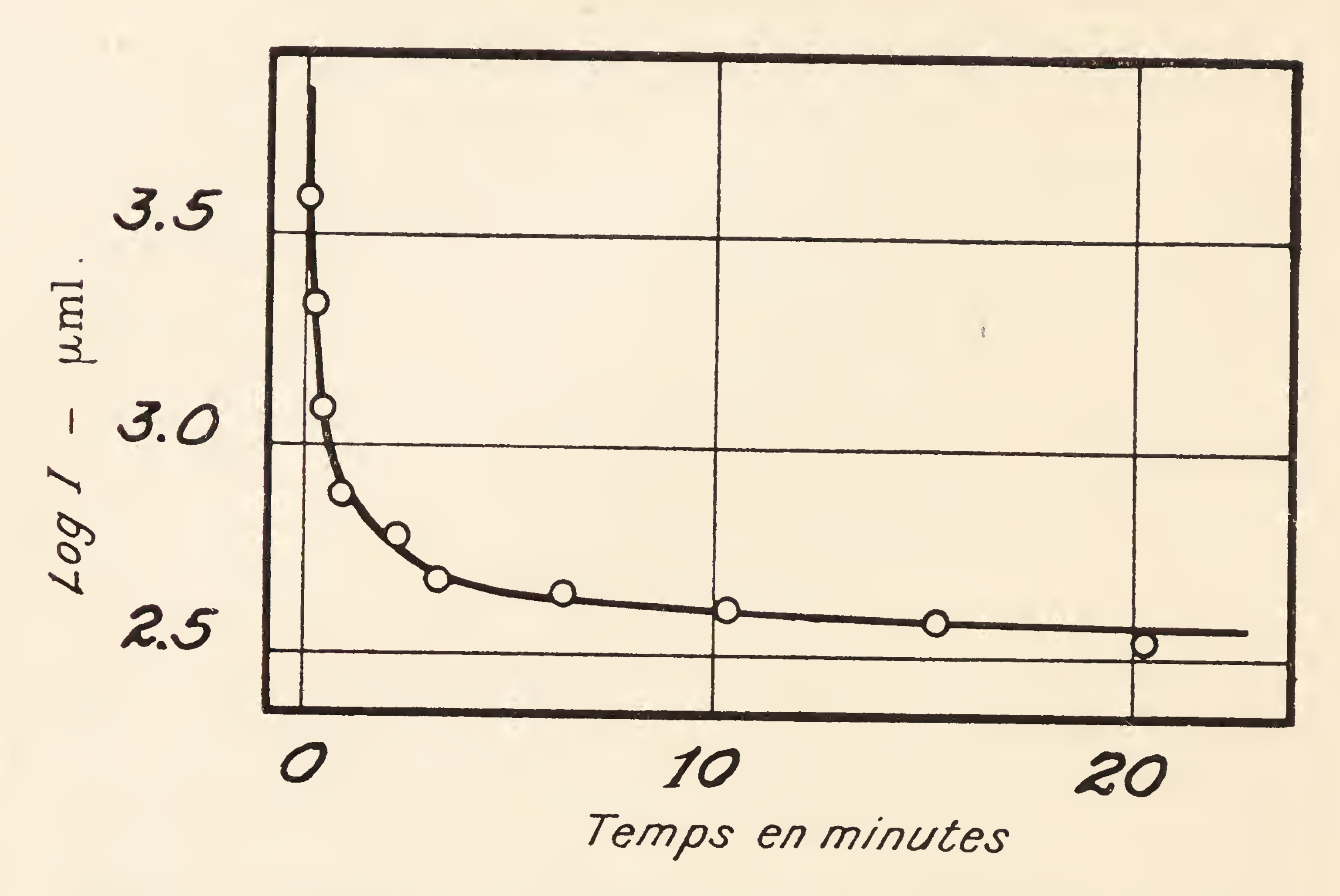


Fig. 3. — Adaptation à l'obscurité de la fovea, telle qu'elle est mesurée avec la lumière rouge. Les données viennent d'Hecht (1921), et chaque point représente la moyenne de 30 mensurations prises avec 15 observateurs. Les intensités sont notées en micromillilamberts.

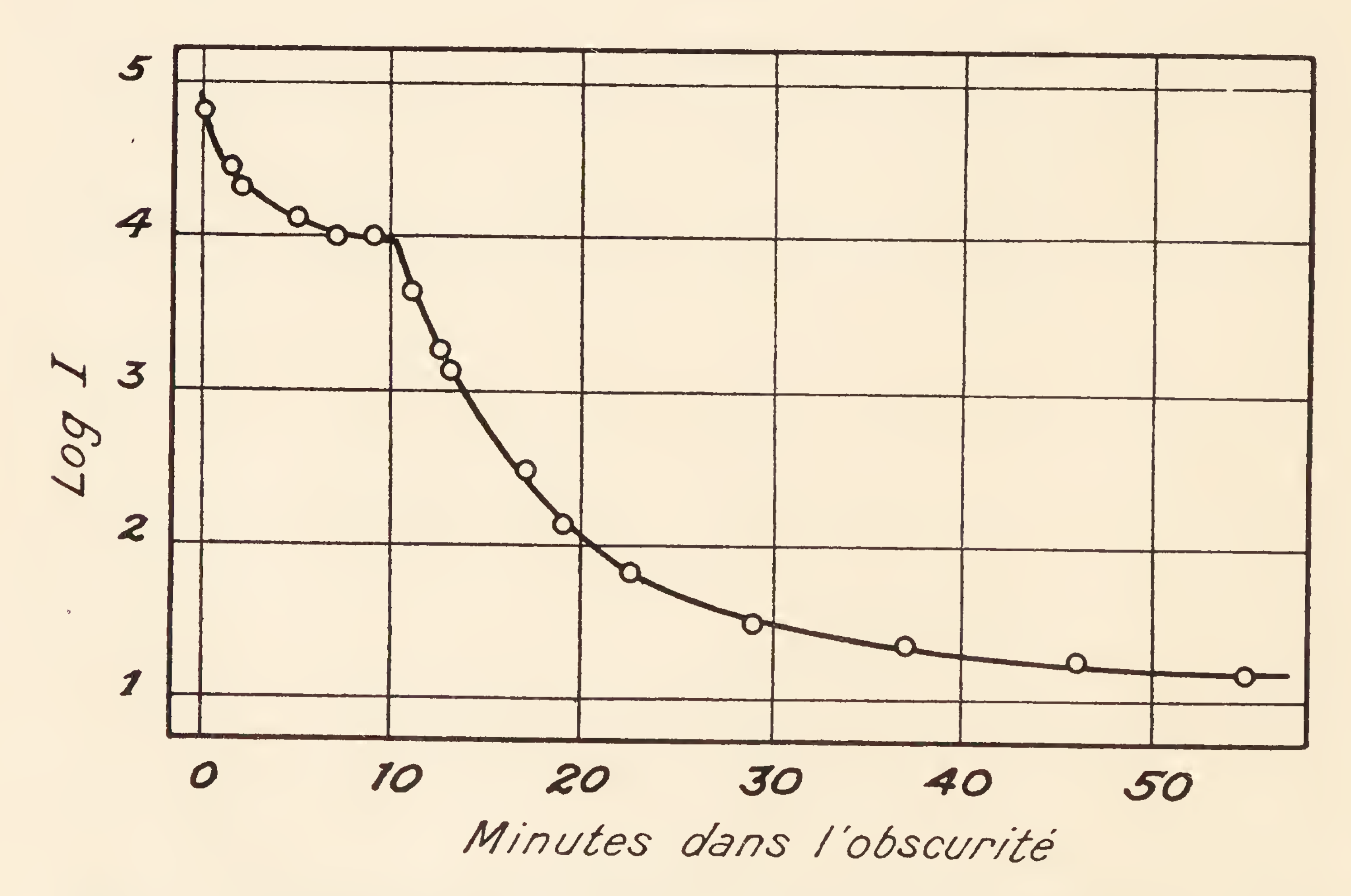


Fig. 4. — Adaptation à l'obscurité de l'œil en son entier. Mesures de l'œil d'Engelmann prises par Piper (1903). Notez la présence de l'adaptation des cônes et plus tard de celle des bâtonnets.

très rapide et pratiquement atteinte en 3 minutes. C'est précisément la vitesse d'adaptation des cônes qui en faisait retarder la découverte, car le moyen technique employé par Piper, Nagel, Schaefer et les autres était si lent qu'ils manquaient presque complètement la plus grande partie du phénomène.

Si bâtonnets et cônes à la fois témoignent d'une adaptation au noir, alors les mensurations de l'œil en son entier devraient accuser les deux phénomènes. Cela fut démontré premièrement par Kohlrausch (1922) qui étudia l'adaptation au noir d'une aire rétinienne contenant des bâtonnets et des cônes, et qui trouva que sa courbe d'adaptation fait montre d'une brisure distincte, avant laquelle l'adaptation est fonction des cônes, et après laquelle elle est fonction des bâtonnets. Il est intéressant de rappeler qu'à un nouvel examen, quelques-unes des mensurations faites par Piper en 1903, aussi bien que d'autres postérieures (Piper 1905 *b*), montrent cette brisure d'une façon frappante, mais cela fut obscurci par l'absurde méthode, alors en vogue, qu'on employait pour transcrire cette adaptation. Pour des raisons historiques j'indique dans la figure 4, les données pour l'œil d'Engelmann prises dans l'article de Piper (1903). Il est clair que la chute initiale vers le seuil est rapidement finie, comme c'est le cas avec l'adaptation des cônes de la fovea dans la figure 3, tandis que la seconde chute vers le seuil apparaît plus tard et se prolonge pendant plus de 30 minutes.

(*b*) Séparation par la couleur et préadaptation

Si les adaptations primaire et secondaire apparentes dans la figure 4, sont réellement en rapport avec le fonctionnement des cônes et bâtonnets, il devrait être possible de les isoler jusqu'à un certain point au moyen de leurs courbes de visibilité. La figure 1 montre qu'avec une lumière extrêmement rouge le seuil final des bâtonnets et des cônes est à peu près le même. Par conséquent l'adaptation à l'obscurité, mesurée avec la lumière rouge, va très probablement témoigner de l'adaptation des cônes seuls puisqu'elle est la plus rapide. D'autre part avec une lumière bleue, après que les cônes auront achevé leur prompte adaptation, le seuil continuera de baisser à cause du niveau bas qu'atteindront finalement

les bâtonnets. Pour les couleurs intermédiaires, une situation intermédiaire est attendue.

Se basant essentiellement sur ces idées, Kohlrausch (1922, 1931 *b*), étudia l'adaptation au noir d'une petite aire rétinienne à 5° du centre, employant des lumières de diverses couleurs. Ses

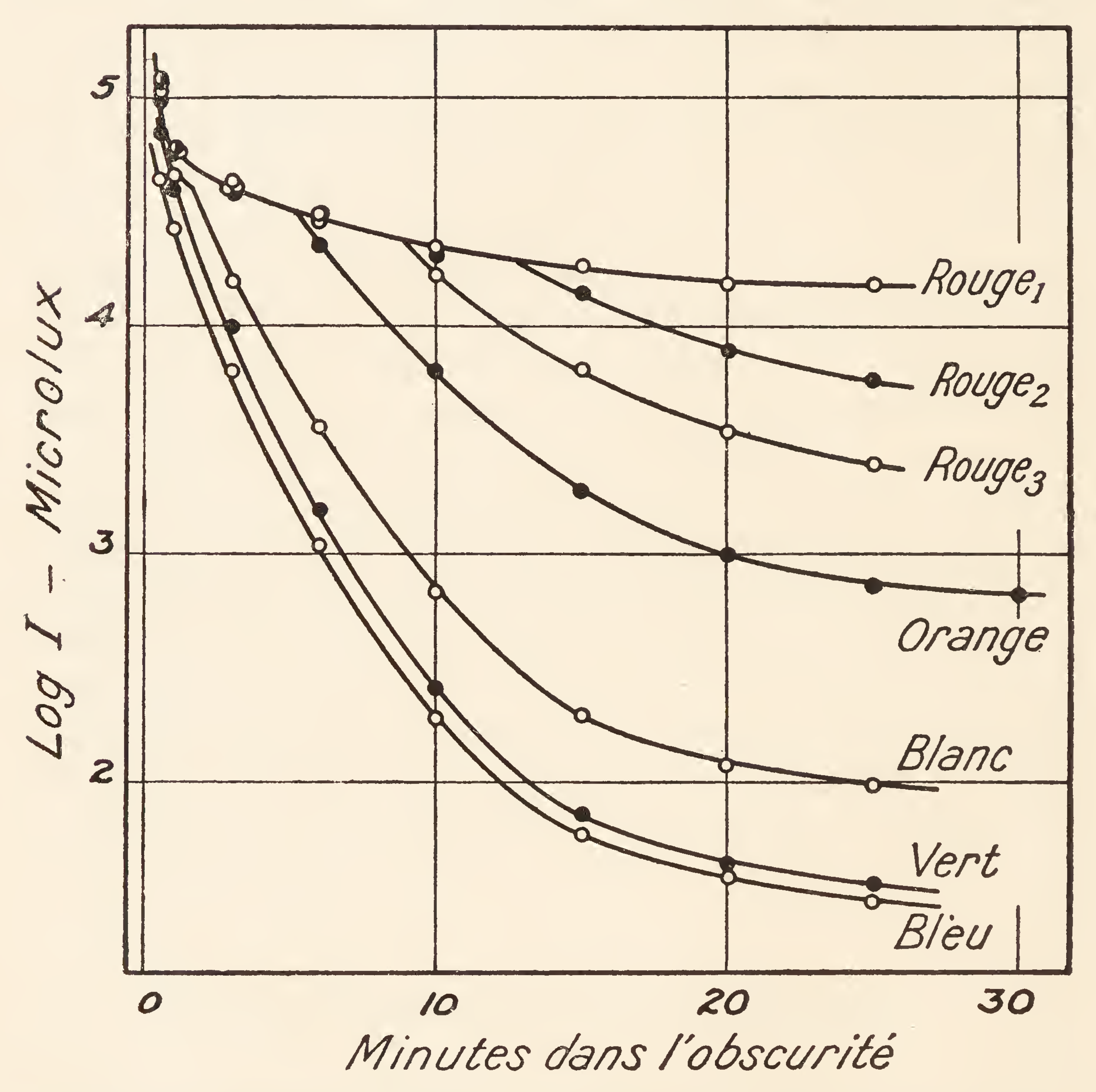


Fig. 5. — L'adaptation à l'obscurité d'une aire de 1° de diamètre, située 5° au-dessus de la fovea (Kohlrausch 1922 ; 1931 *b*). Le rouge $_1$ est la seule couleur qui limite aux cônes les mensurations. Les deux autres rouges laissent passer plus de lumière orange, et témoignent d'une adaptation des bâtonnets. Avec la lumière bleue, l'adaptation des cônes est à peine évidente. *Cf.* Fig. 6.

données sont exposées dans la figure 5. Il est visible que pour beaucoup de couleurs l'adaptation au noir se fait en deux parties très distinctes. La première correspond à l'adaptation des cônes, et est presque la même pour toutes les couleurs qui l'ont produite. Comme l'adaptation dans la figure 3, elle a pris fin en 3 minutes environ. Bientôt, cependant, l'adaptation des bâtonnets commence à ap-

paraître, et, selon l'intervalle photochromatique, se montre plus tôt et descend plus bas tandis que la lumière va vers le bleu.

Les mesures de Kohlrausch avec la lumière bleue et verte montrent à peine aucune adaptation des cônes. Ceci vient simplement de ce que son adaptation lumineuse antérieure n'était pas assez forte en intensité pour la provoquer. Haig et moi (Hecht et Haig, 1936) nous avons récemment étudié ce détail, et trouvé que même quand elle est mesurée avec une lumière extrêmement

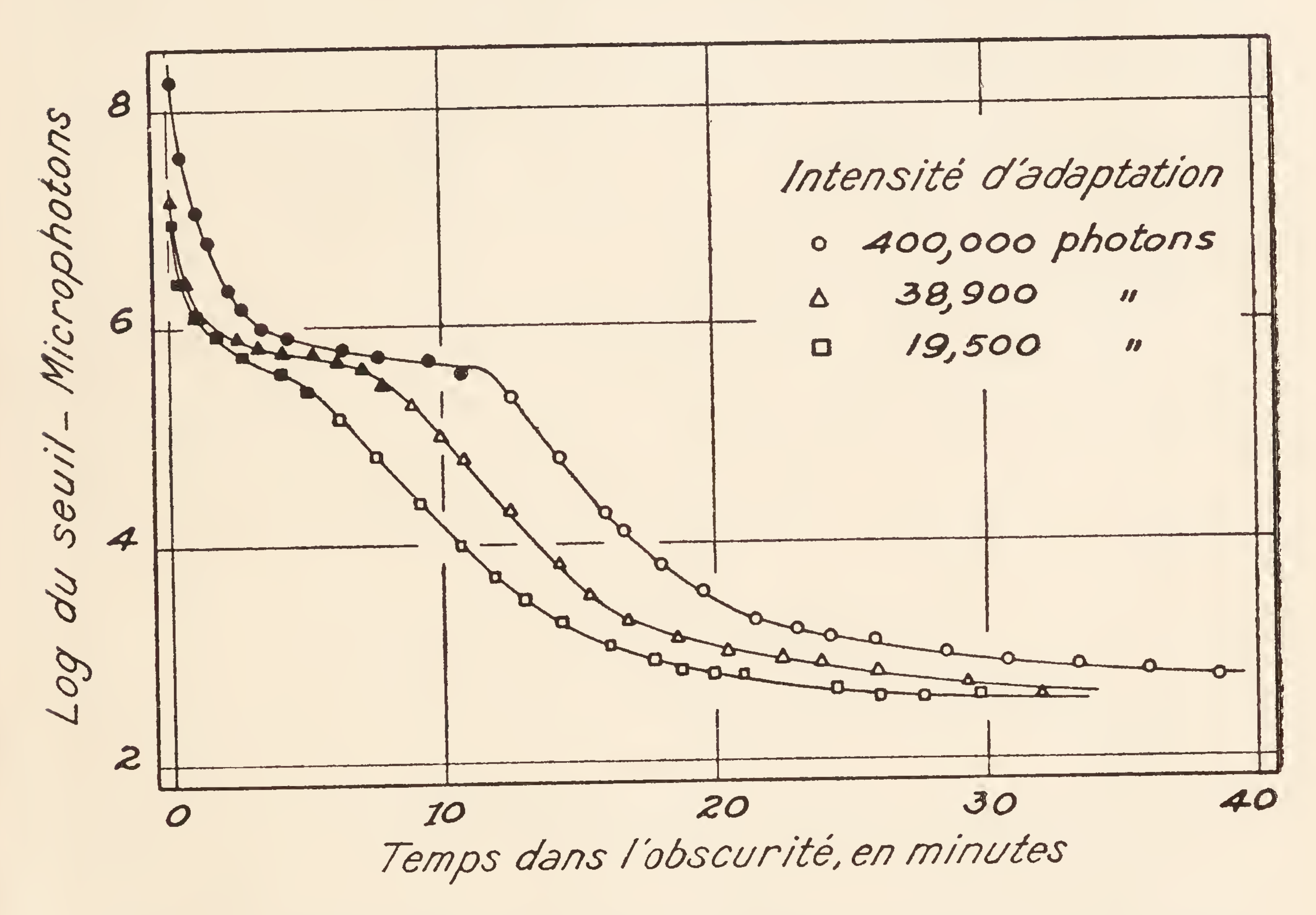


Fig. 6. — L'adaptation à l'obscurité d'un champ de 5° situé à 30° vers le nez (Hecht et Haig, 1936). Quoique mesurée avec une lumière extrêmement violette, le cours de l'adaptation montre deux sections distinctes, dues à l'adaptation à une lumière vive précédant les mensurations. Notez que l'adaptation secondaire des bâtonnets apparaît plus tard selon qu'est plus grande l'intensité de la préadaptation.

violette, l'adaptation des cônes apparaît d'une façon frappante, pourvu que l'adaptation lumineuse ait été assez intense. Nos mesures d'adaptation lumineuse avec trois différentes intensités sont montrées dans la figure 6. Il est clair que plus grande est l'adaptation lumineuse, plus marquée est l'adaptation des cônes, et plus tardive celle des bâtonnets.

La figure 6 est significative pour démontrer la convenance de décrire ces données en termes de cônes et bâtonnets. Les signes

pleins dans la figure indiquent qu'une couleur violette est apparente au seuil pendant les mensurations ; si l'intensité est réduite à une valeur plus faible que celle indiquée, lumière et couleur disparaissent ensemble. Les signes évidés indiquent qu'aucune

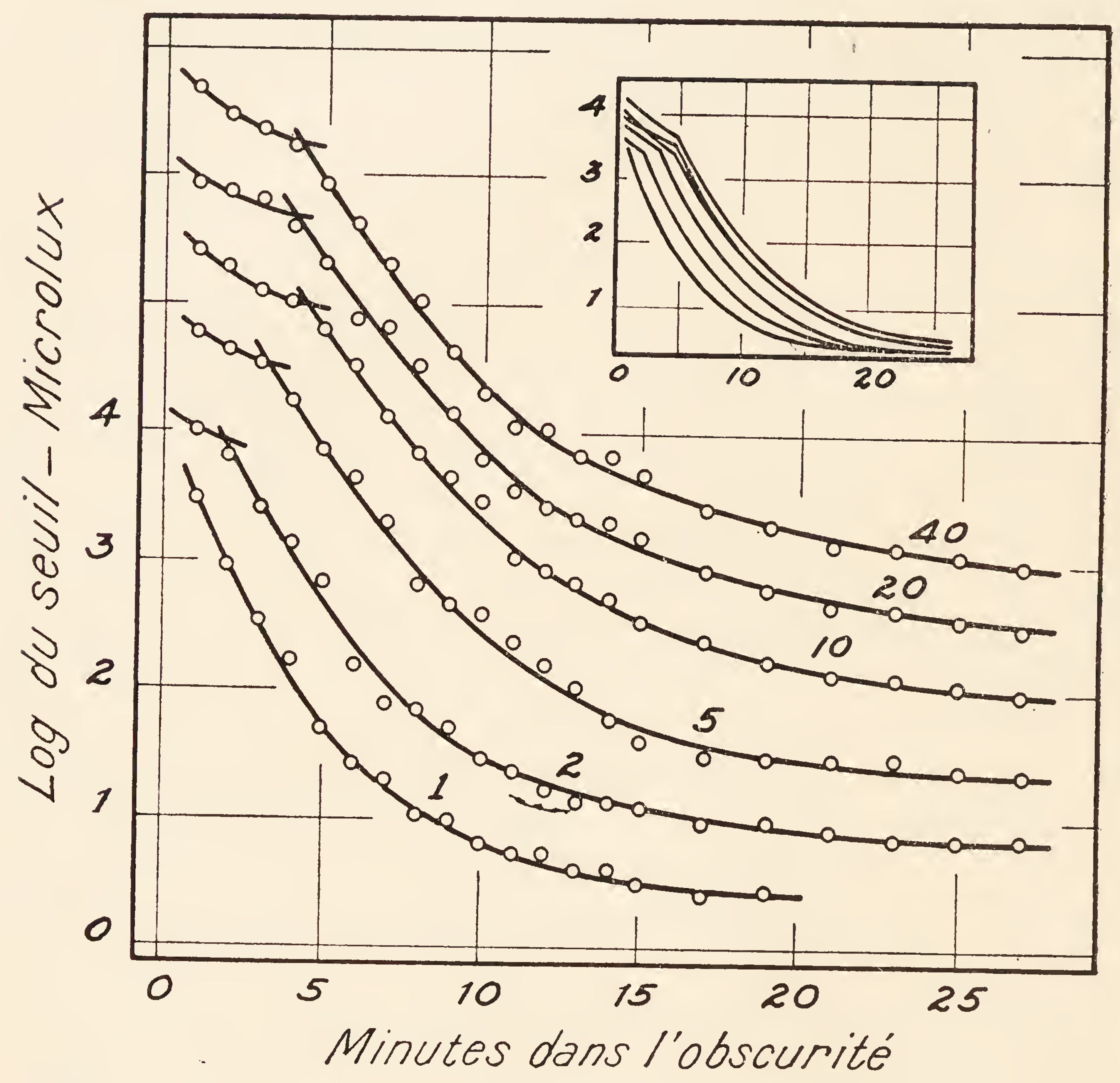


Fig. 7. — Adaptation de l'œil à l'obscurité après une adaptation de 1, 2, 5, 10, 20 et 40 minutes à 3000 lux (Müller 1931). L'axe du temps est le même pour toutes les courbes. Les ordonnées concernent seulement la courbe la plus basse ; pour la facilité, chaque série est déplacée de 0,5 unité logarithmique au-dessus de l'autre. Dans le petit cadre les données sont réunies, et montrent que plus longue la préadaptation, plus évidente est l'adaptation primaire des cônes à l'obscurité, et plus tardive l'adaptation secondaire des bâtonnets.

couleur ne peut être reconnue au seuil. Evidemment, la couleur est toujours associée à l'adaptation primordiale et rapide qui est attribuée aux cônes, tandis qu'aucune couleur n'est apparente dans la seconde, qui est lente et attribuée aux bâtonnets.

La différence de vitesse entre l'adaptation à l'obscurité des

cônes et des bâtonnets est associée avec une rapidité inverse d'adaptation à la lumière. A en juger par les mesures de Müller (1931), les bâtonnets s'adaptent plus vite que les cônes à une intensité lumineuse donnée.

Müller mesura l'adaptation au noir qui suit la préadaptation de l'œil pour différentes durées à une lumière blanche de 3000 lux. Ses données sont dans la figure 7. Après une minute d'adaptation lumineuse, seule l'adaptation secondaire des bâtonnets est en évidence. Une exposition plus longue à la lumière ne change apparemment ni la vitesse ni l'étendue de l'adaptation des bâtonnets, mais simplement retarde sa venue. L'adaptation des cônes, par contre, commence à se montrer seulement après une préadaptation de deux minutes, et devient plus marquée lorsque croît la durée de la préadaptation. Il est évident qu'à cause de la plus grande sensibilité des bâtonnets à la lumière, ils atteignent un état photostationnaire plus vite que les cônes. Ces résultats ont été très récemment confirmés et développés par Wald et Clark dans un rapport préliminaire (1936).

(*c*) **Séparation par la localisation rétinienne**

Rappelons d'après notre chapitre I que la rétine contient une région centrale de 1.5° de diamètre environ, qui contient seulement des cônes, et qu'une aire légèrement plus large (environ 2°) contient si peu de bâtonnets qu'on peut l'en tenir pour dépourvue. Au delà de cette aire centrale, la rétine contient des cônes et des bâtonnets disposés de telle sorte que la proportion de ceux-ci augmente à mesure que l'aire s'éloigne du centre.

De ces faits histologiques il suit, d'après la théorie de la Dualité, que les mesures d'adaptation à l'obscurité avec une lumière blanche devraient montrer une action des cônes presque seuls quand on réduit ces mesures à l'aire centrale de 2°, et une action des cônes et bâtonnets dans les aires plus éloignées. Nous avons récemment publié des mensurations (Hecht, Haig et Wald, 1935) qui corroborent ces hypothèses.

La figure 8 montre les données obtenues avec une série d'aires centrales fixées, en employant la lumière blanche pour les mesures. Dans le champ de 2°, l'adaptation au noir est principalement

une fonction des cônes de la fovea, une légère adaptation secondaire apparaissant seulement après environ 15 minutes. Pour les aires plus larges que 3°, l'adaptation secondaire des bâtonnets se montre sans qu'on puisse s'y tromper, les seuils des bâtonnets paraissant plus tôt et l'adaptation descendant plus bas à mesure

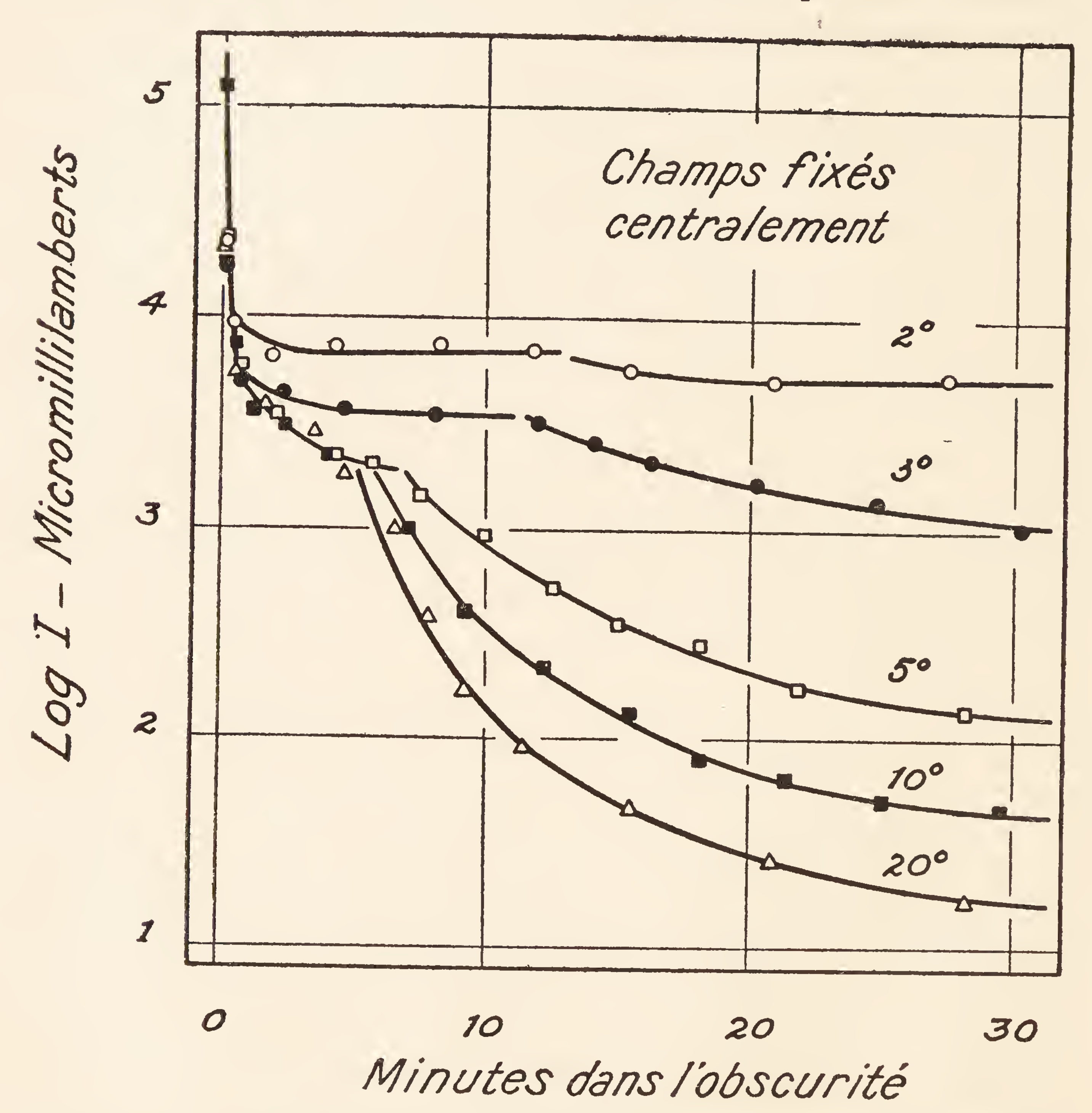


Fig. 8. — Le seuil pendant l'adaptation à l'obscurité pour les aires fixées centralement dont les diamètres sont marqués avec les données. Plus grand est le champ, plus prompte à paraître la section secondaire des bâtonnets, et plus large la gamme d'intensité qu'elle couvre. Les données viennent d'Hecht, Haig et Wald (1935).

que l'aire s'agrandit. Au delà de 20° il n'y a plus de très grands changements.

La partie initiale des courbes avec cônes pour les aires plus larges que 2° n'est pas la même que celle du champ de 2°. Ceci est compréhensible car à mesure que s'accroît l'aire sont amenés en action non seulement des bâtonnets mais aussi des cônes hors

de la fovea. On ne peut s'attendre à ce que les seuils et la vitesse d'adaptation de ces cônes périphériques soient les mêmes que ceux des cônes centraux.

Il existe un corps bien constitué de données qui décrivent la relation entre l'aire d'un champ et l'intensité minimum requise pour se rendre visible (voir un résumé dans Parsons, 1914). A première vue, par conséquent, il pourrait sembler que la dé-

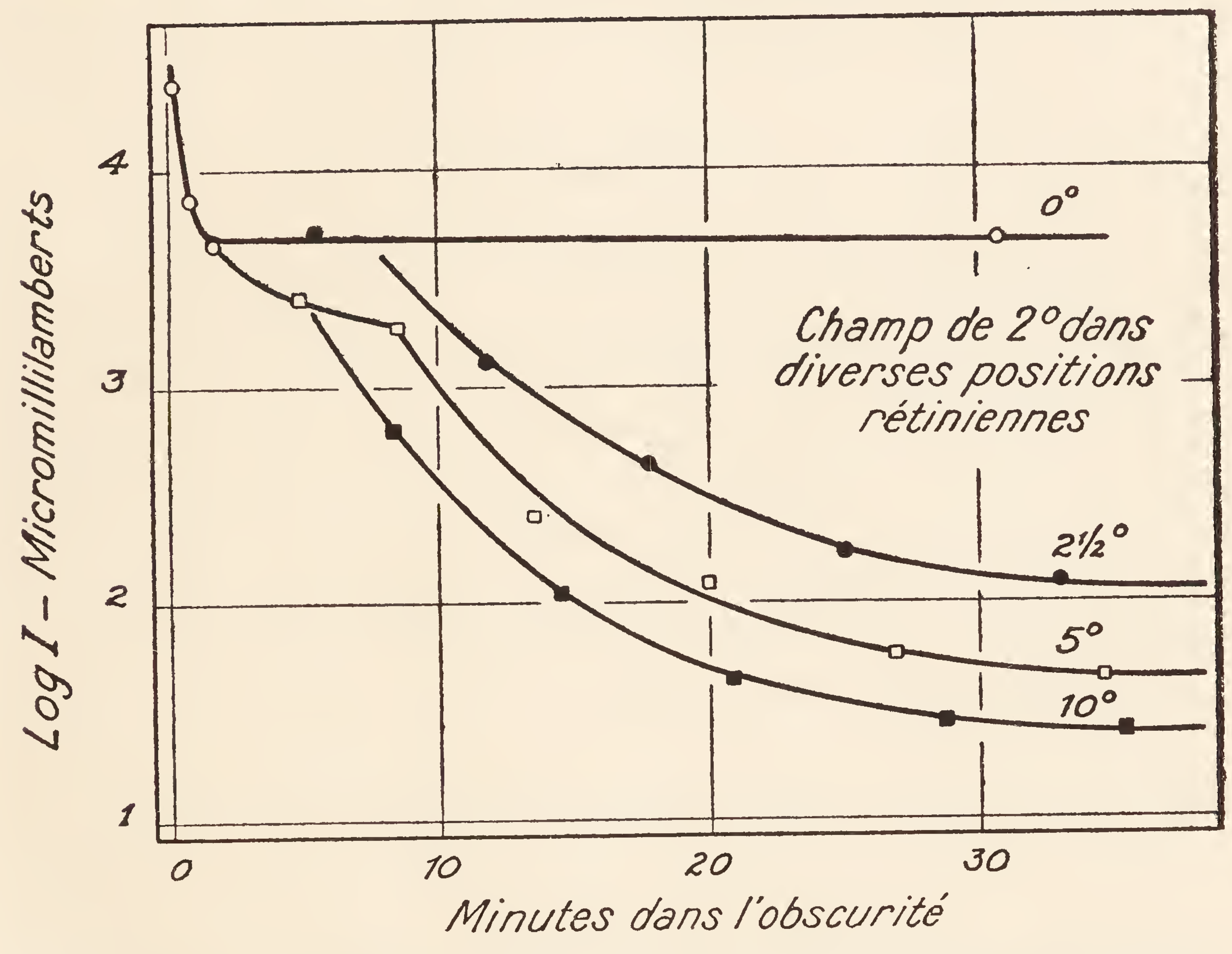


Fig. 9. — L'adaptation à l'obscurité mesurée avec un champ de 2° placé aux différentes distances du centre qui sont mentionnées avec les données. Comparez avec la figure 8 pour les champs de diverses grandeurs fixés centralement. Les mesures viennent d'Hecht, Haig et Wald (1935). Notez que plus les mesures sont faites loin dans la périphérie, plus tôt apparaît la section des bâtonnets, et plus bas est le seuil final.

croissance du seuil qui se montre dans les plus larges aires est due à la relation entre aire et seuil. Pourtant, il est aisé de montrer que le principal facteur que concernent ces données d'adaptation au noir et de seuil final n'a presque rien à faire avec l'aire mais plutôt avec le fait que la rétine n'est pas une surface uniformément sensible. Associée avec la structure histologique que nous avons déjà signalée, elle possède une sensibilité graduée d'une façon permanente.

Ceci peut être illustré au mieux par la figure 9 qui montre l'adaptation au noir d'un champ de 2° placé dans différentes positions rétiniennes. Dans le centre, à 0° hors de l'axe central, l'adaptation concerne essentiellement les cônes, et, comme avant, est rapidement finie et limitée en étendue. Prise à 2°,5 du centre, la courbe d'adaptation montre l'habituelle dichotomie cônes-bâtonnets. Le seuil final tombe encore plus quand l'aire est écartée du centre à 5° et 10°.

(*d*) **Héméralopie**

L'héméralopie est une condition dans laquelle la vision par faibles intensités est notablement plus pauvre qu'il n'est normal, et devient habituellement manifeste à son possesseur par le fait de son impuissance à distinguer les choses dans la pénombre. Elle fut connue des anciens temps ; et depuis 1881 a été associée avec une déficience des bâtonnets (Parinaud, 1881 ; Treitel, 1885). Il y a deux variétés évidentes d'héméralopie. L'une est temporaire ; elle est causée par un manque de vitamines A (Holm, 1925 ; Fridericia et Holm, 1925 ; Tansley, 1931) et peut être soignée à l'huile de foie de morue. Son existence s'explique par le rapport, démontré par Wald (1936), qu'il y a entre les vitamines A et le pourpre visuel. L'autre variété est héréditaire (maladie d'Oguchi au Japon) et est apparemment incurable. Probablement un autre élément constitutif de la fonction des bâtonnets manque en ce cas.

Après les premières mensurations, par Piper, de l'adaptation à l'obscurité, et leur association avec les bâtonnets, il était naturel de songer à examiner l'adaptation au noir d'individus héméralopes. Ce fut fait d'abord par Heinrichsdorff (1905) avec l'outillage de Piper. Les conditions pour faire les déterminations, spécialement la nécessité d'une préadaptation convenable à la lumière, n'étaient pas comprises alors, et les données d'Heinrichsdorff ne sont pas aussi évidentes que celles de Messmer (1908) dans lesquelles les héméralopes témoignent clairement d'une adaptation au noir diminuée ; en certains cas elle manque presque entièrement.

Plus tard, et semble-t-il, indépendamment, Takagi et Kawa-

kami (1924) mesurèrent l'adaptation à l'obscurité de plusieurs cas d'héméralopie héréditaire et trouvèrent que pendant les premières deux heures dans le noir ces individus ne montraient presque pas de modifications du seuil, tandis que dans les mêmes conditions de mesure le seuil d'un œil normal baissait à environ 1/5000 de sa valeur initiale en 30 minutes. L'adaptation des bâtonnets semble avoir été presque entièrement perdue, ou du moins grandement retardée dans sa vitesse et réduite dans son étendue. Ces données furent confirmées par Dieter (1929).

Ce sont les mensurations de celui-ci que nous montrons fi-

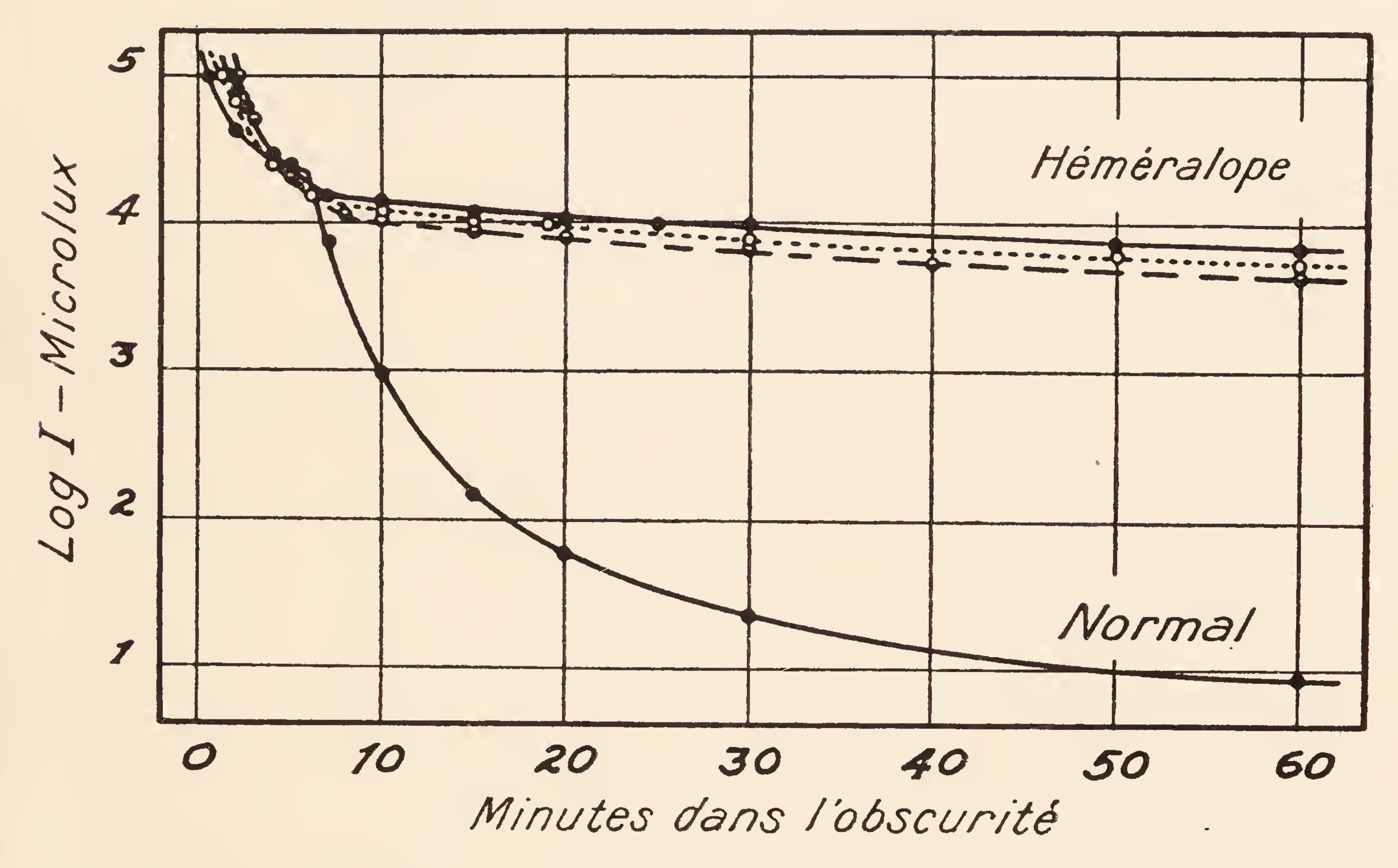


Fig. 10. — Adaptation à l'obscurité de trois individus héméralopes d'une façon permanente, comparée avec la normale. Données de Dieter (1929). L'adaptation à l'obscurité de l'héméralope montre avec évidence seulement l'adaptation primaire des cônes. Comparez ceci avec la figure 3.

gure 10. Nous les avons choisies, non parce qu'elles démontrent rien qui soit fondamentalement différent des données de Messmer ou de Takagi et Kawakami, mais parce qu'elles avaient été soigneusement prises avec un outillage et une précision modernes et nous apportent par conséquent des données plus sûres. D'après elles il est apparent que pour la première heure au moins, l'adaptation au noir des héméralopes montre seulement la première chute du seuil dans les cônes et par la seconde, celle des bâtonnets. Le témoignage de Dieter est particulièrement concluant parce qu'il trouva, dans toutes les conditions de luminosité, que ses

héméralopes possèdent seulement une courbe de visibilité qui correspondait à sa propre courbe de visibilité des cônes par grande intensité. Cette expérience naturelle corrobore par conséquent les autres données, et trouve son explication très simplement dans le fonctionnement indépendant des cônes et des bâtonnets.

CHAPITRE IV

DISCRIMINATION DE L'INTENSITÉ

(a) Histoire et signification

Les mesures des différences d'intensité à peine perceptibles devinrent originellement significatives à cause de leur apport au problème de la distinction des intensités. Bouguer (1760), Steinheil (1837), Weber (1834), parmi d'autres (voir un résumé dans Hecht, 1924 b) avaient montré que l'évaluation sensorielle des différences d'intensité est relation de l'intensité prévalente et en dépend. Aucune de ces données avant 1860 ne pouvait prétendre à une grande précision. En fait, c'était leur nature approximative même qui était significative et qui les rendait acceptables. Si I et $I + \Delta I$ sont deux intensités mesurées extérieurement et que l'on peut reconnaître comme différant en sensation d'une manière à peine perceptible, les données montrent que l'accroissement presque imperceptible ΔI n'est pas une valeur absolue qui produit son effet sensoriel sans tenir compte de l'intensité prévalente I, mais plutôt que les deux sont ainsi reliés que le rapport $\Delta I / I$ est vaguement constant.

L'erreur qui intervint dans l'étude de la distinction des intensités, et qui s'est perpétuée jusqu'à ce jour sous le nom de loi de Fechner et Weber, commença lorsque Fechner (1860), sur la base de mesures médiocres, supposa que la fraction $\Delta I / I$ est rigidement constante. La supposition de Fechner fut immédiatement signalée comme fausse par Helmholtz (1866), seulement après peu de mesures soigneuses, mais ce fut Aubert (1865) qui démontra le premier par des mensurations étendues avec l'œil humain que $\Delta I / I$ n'est pas constant, mais varie d'une façon spécifique avec I. Ses résultats ont été corroborés par beaucoup de chercheurs (voir Hecht, 1924 b, 1935) pendant les derniers

demi siècle, non seulement pour l'œil mais aussi pour l'oreille. Pour l'œil $\Delta I/I$ décroît rapidement de presque 1 aux faibles intensités jusqu'à une fraction aussi minime que 1/167 aux intensités fortes.

Le travail classique sur la discrimination de l'intensité visuelle est celui de Koenig et Brodhun (1888, 1889) qui trouvèrent, comme Aubert auparavant et tout le monde depuis, que lorsque croît I $\Delta I/I$ décroît. En outre, cependant, ils trouvèrent qu'avec un accroissement d'intensité supplémentaire $\Delta I/I$ s'élevait de nouveau. Ce relèvement aux grandes intensités a été généralement admis, et a formé une part essentielle de l'explication théorique (Hertzsprung, 1905 ; Pütter, 1918 ; Hecht, 1924 *b*, 1928 ; Houstoun, 1932) de la discrimination de l'intensité dans la vision.

Très récemment la situation a fondamentalement changé en ce qui regarde cette élévation de la fraction $\Delta I/I$ aux grandes intensités. Premièrement, la discrimination de l'intensité faite par les insectes, telle qu'elle est mesurée chez l'abeille par Wolf (1933 *a*, *b*) et chez *Drosophila*, par Hecht et Wald (1934 : voir aussi Wald et Hecht, 1933), ne présente pas d'élévation de $\Delta I/I$ aux grandes intensités ; même quand l'épreuve est faite avec des intensités 10.000 fois plus grandes que celle à laquelle son minimum $\Delta I/I$ s'établit, *Drosophila* ne présentait pas la moindre modification dans la valeur de $\Delta I/I$. Secondement, l'existence d'une modification pour l'œil humain lui-même a été sérieusement mise en doute par Guild (1932) qui montra que l'élévation se produit quand l'œil est insuffisamment adapté à l'intensité prévalente, et indépendamment par Steinhardt (1936) qui put l'éliminer en entourant le champ d'expérience d'une large aire lumineuse d'une clarté à peu près égale à celle du champ expérimental, et en laissant l'œil s'adapter convenablement à la clarté prévalente. De plus, Smith (1936) vient de publier des mesures de la discrimination des intensités qui ne présentent pas trace d'élévation aux grandes intensités.

L'élévation dans la fraction $\Delta I/I$ a été une part si essentielle des théories de la discrimination de l'intensité que sa non-existence rend nécessaire une nouvelle formulation des données (Hecht, 1934 *b* ; 1935). La nouvelle interprétation tient compte de tous les faits utilisables en y ajoutant quelques mensurations (Wright, 1935 ; Hecht, 1936 ; Smith, 1936) spécialement conçues

pour la vérifier. Théorie à part, cependant, les faits eux-mêmes présentent une similitude fondamentale pour tous les animaux étudiés, et fournit une intéressante confirmation de la théorie de la Dualité pour l'œil humain.

(*b*) Insectes, mollusques, et homme

La discrimination de l'intensité a été mesurée chez les insectes, chez le *Mya*, et chez l'homme. Les données pour *Drosophila*

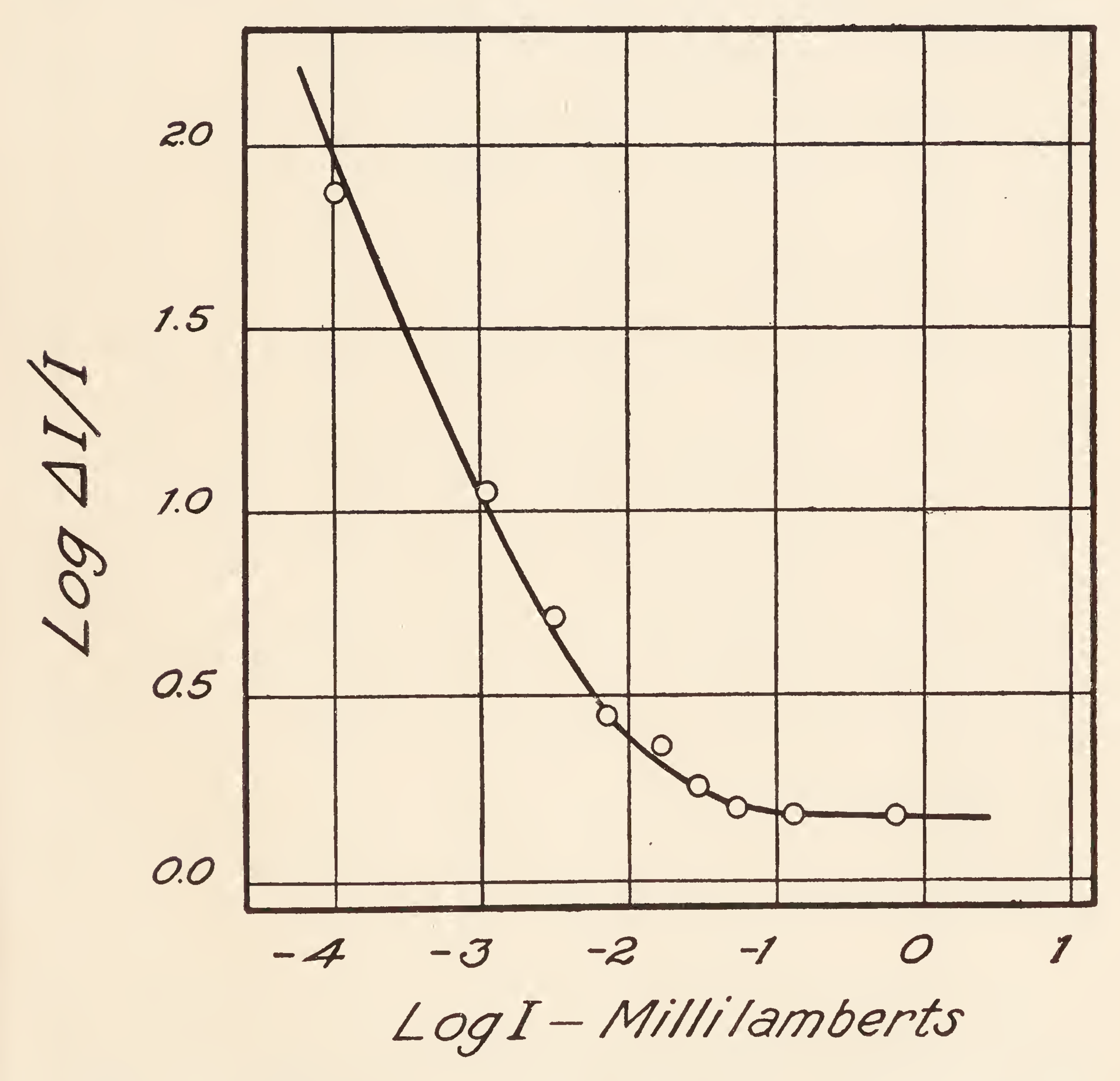


Fig. 11. — Discrimination de l'intensité chez *Drosophila* (Hecht et Wald 1934). Les points indiquent les moyennes de 24 mouches. La courbe tracée à travers les données est celle de l'équation (10) du chapitre IX.

sont figure 11. Elles viennent du travail d'Hecht et Wald (1934) et étaient obtenues par la méthode des bandes mobiles employée par Hecht et Wolf (1929) pour mesurer les fonctions visuelles

des animaux pourvus d'yeux. Elles représentent les mesures moyennes de 24 mouches, et montrent que $\Delta I / I$ décroît avec régularité quand I augmente. La relation entre les deux est continue, ainsi qu'on l'escompterait si un système photorécepteur seule-

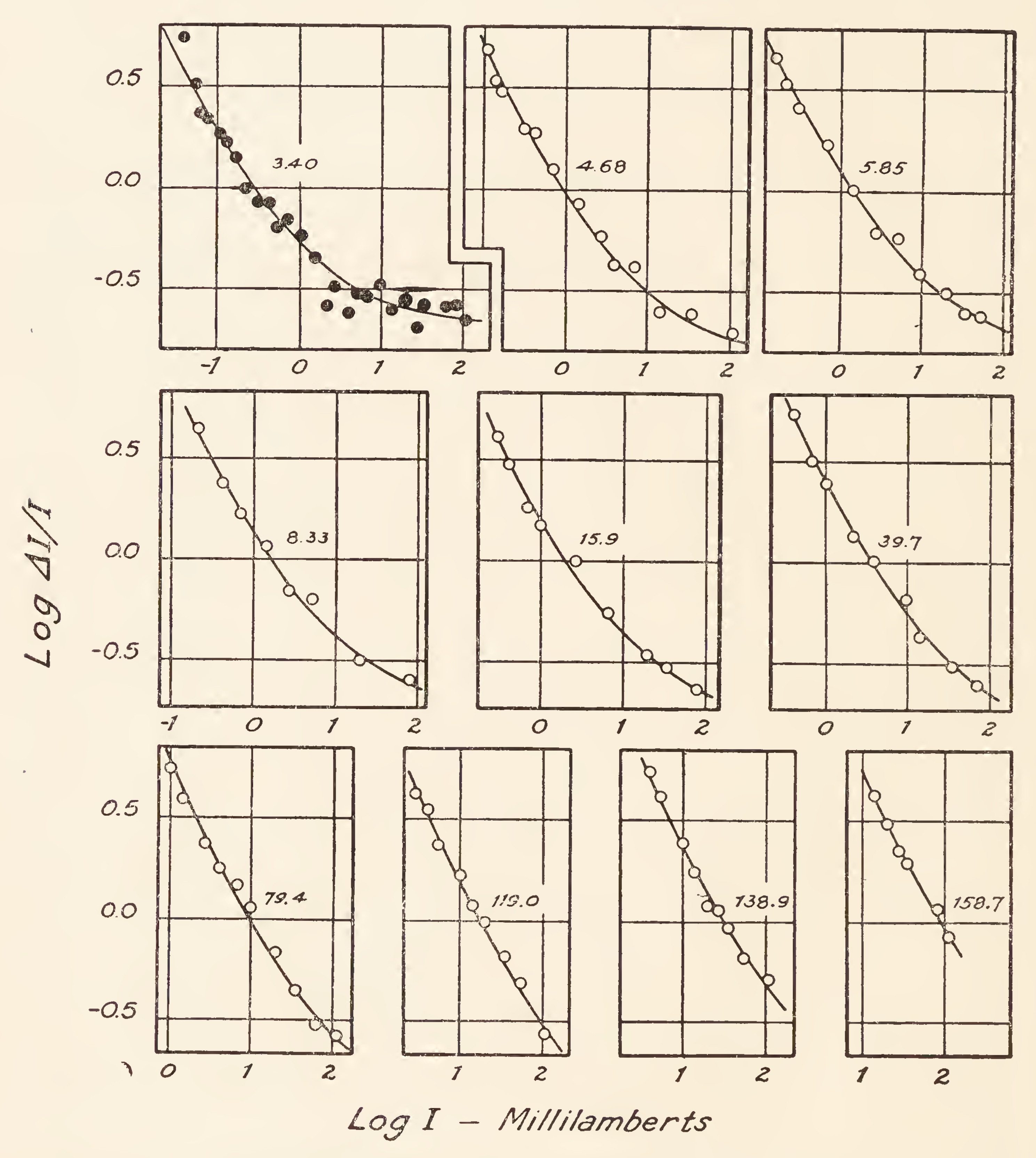


Fig. 12. — Discrimination de l'intensité chez l'abeille (Wolf 1933 *a* ; *b*). Les cercles pleins sont les données d'après le premier article ; les autres viennent du second. Les numéros indiqués sur les courbes sont les acuités visuelles multipliées par 1000 et sont inversement proportionnelles à la grandeur des bandes employées pour les mensurations. La même courbe est tracée à travers toutes les données ; elle vient de l'équation (11).

ment était en jeu. Le même est vrai des données de l'abeille. Les premières mensurations de Wolf (1933 *a*) avec l'abeille sont indiquées figure 12 par les signes pleins, tandis que ses mesures sub-

séquentes (Wolf, 1933 *b*) qui sont plus nombreuses, plus subtiles, et visiblement plus critiques, sont indiquées par les signes évidés. Bien qu'elles aient été prises avec des bandes de différents

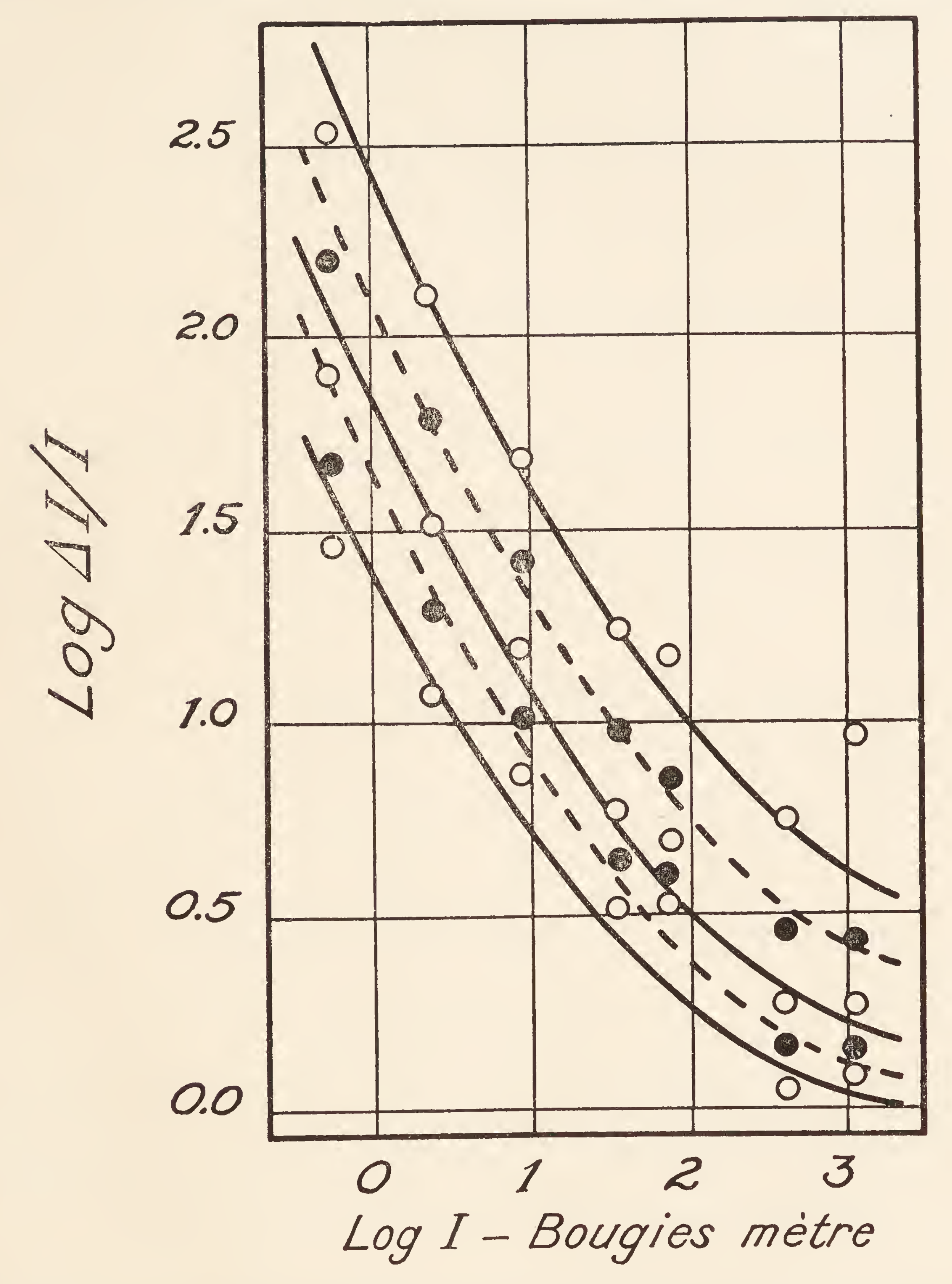


Fig. 13. — Discrimination de l'intensité chez *Mya* d'après les mesures de Hecht (1924 *c*). Le cercle évidé si notoirement en dehors de la donnée supérieure est une valeur extrapolée. Les courbes viennent toutes de l'équation (11).

formats, les mesures sont toutes essentiellement semblables, et indiquent avec vraisemblance qu'un seul groupe de photorécepteurs est présent.

Drosophila et l'abeille ont des yeux organisés. Les seules autres

données utilisables concernant les invertébrés viennent du mollusque *Mya*, qui a une sensibilité diffuse à la lumière tout le long de son siphon. Les mesures avec *Mya*, prises il y a douze ans (Hecht, 1924 *c*), signalent l'accroissement fractionnel de lumière nécessaire pour faire l'animal y répondre avec un temps spécifique de réaction, après l'avoir adapté à une intensité donnée.

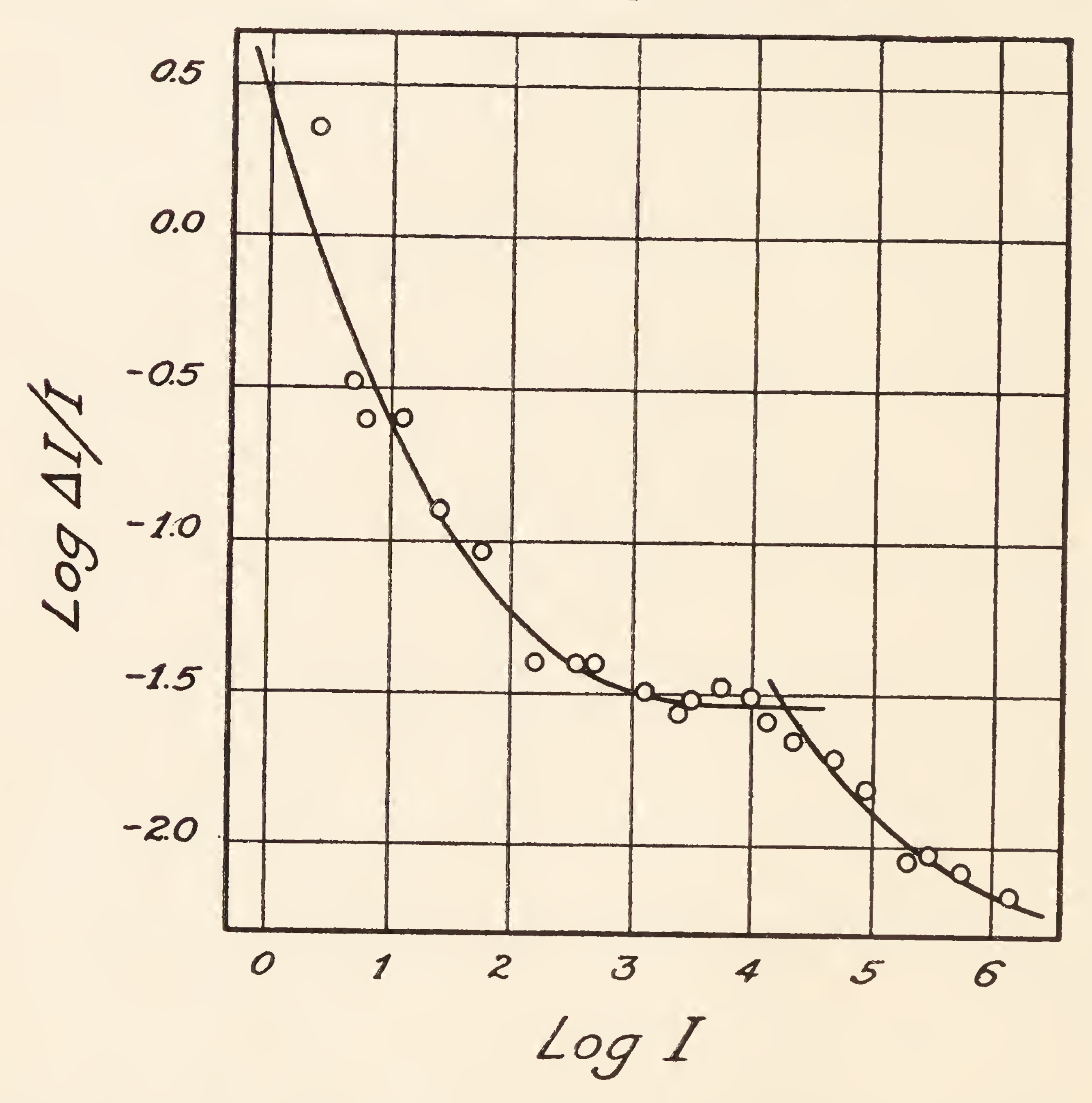


Fig. 14. — Mensurations faites par Aubert d'après son propre œil de la discrimination de l'intensité. Les intensités sont celles données par Aubert (1865). A en juger par sa description, elles devraient être divisées par 500.000 pour être converties en millilamberts. Les données se croisent visiblement en deux sections représentant l'action des cônes et celle des bâtonnets.

La figure 13 montre les données des réponses à cinq temps de réaction différents. Les mesures ne sont pas aussi fondues qu'on les souhaiterait, mais elles sont consistantes en ce qu'elles montrent que la relation de $\Delta I/I$ à I est la même pour tous les temps de réaction, et qu'elle est une seule et même fonction.

Les mensurations restantes concernent la discrimination des intensités par l'œil humain ; quand elles furent à nouveau exa-

minées il y a trois ans (Hecht, 1934 *b*), elles fournirent une démonstration inattendue de la séparation entre l'action des cônes et des bâtonnets. Pour leur intérêt historique les plus anciennes mensurations (Aubert, 1865) sont montrées figure 14. Les points indiquent des mensurations uniques et assez grossières, mais leur signification est indubitable. Les faits se classent d'eux-mêmes en deux parties, comme on peut s'y attendre s'ils représentent le comportement de deux systèmes photorécepteurs. Que ce n'est

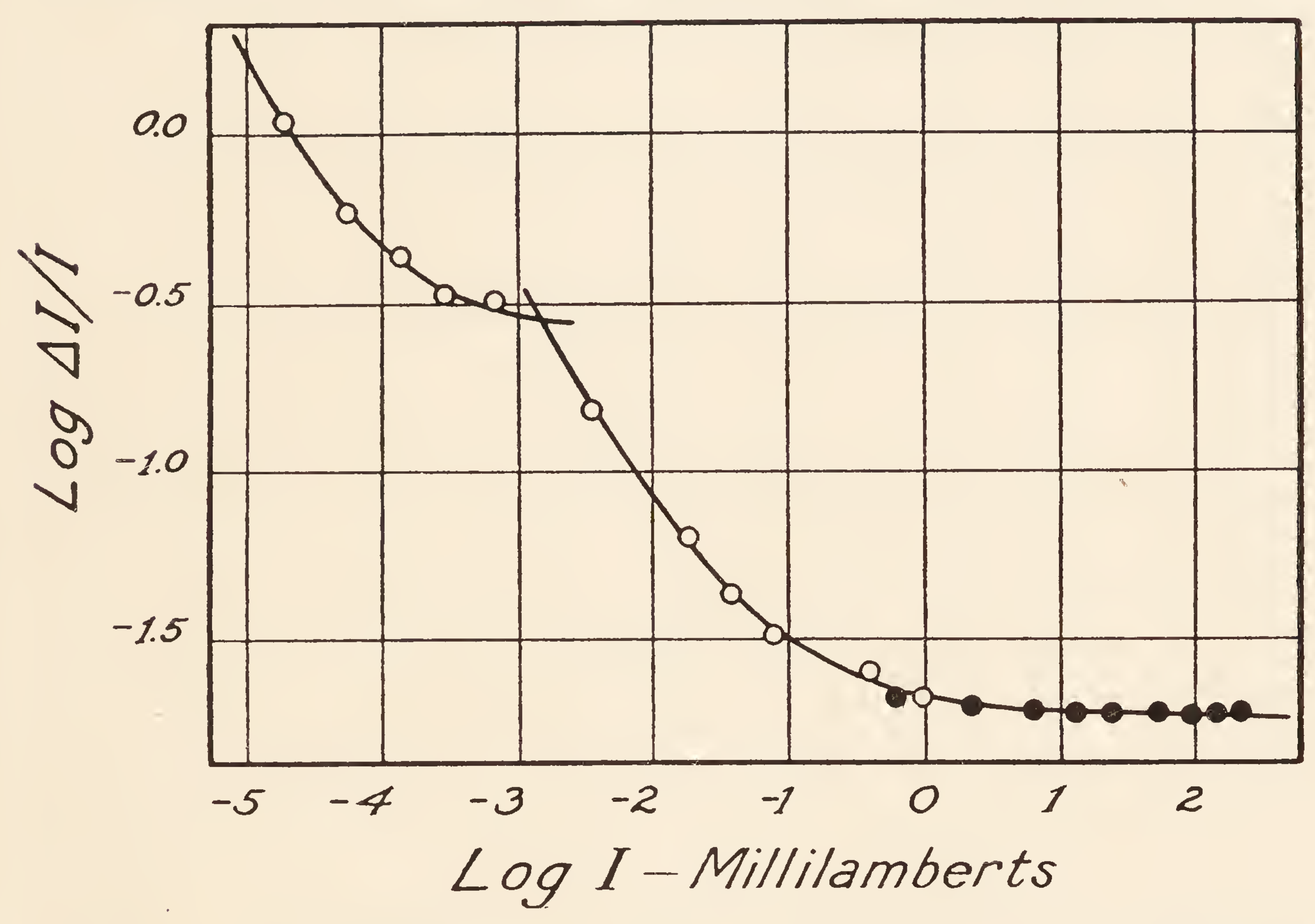


Fig. 15. — Discrimination de l'intensité de l'œil humain. Ls mesures de Blanchard (1918) sont les cercles évidés ; celles de Lowry (1931) sont les cercles pleins et ont été élevées de 0,15 unité logarithmique le long des ordonnées pour les mettre en continuité avec les données de Blanchard. A noter la brisure naturelle des données en deux sections indicatrices de l'action des cônes et des bâtonnets. La courbe pour les données des cônes aux grandes intensités vient de l'équation (11) ; celle pour les données des bâtonnets vient en fait de l'équation (10), mais l'autre équation ferait aussi bien.

pas là un phénomène isolé est démontré dans la figure 15, où l'on trouve dans les points évidés les mesures de Blanchard (1918), et dans les points pleins celles de Lowry (1931), toutes deux ayant été prises dans le même laboratoire mais à treize ans de distance. Les faits se séparent en deux sections, dont l'une, celle de l'intensité faible, est très probablement en rapport avec le fonctionnement des bâtonnets, tandis que l'autre, celle de la grande intensité, traduit le fonctionnement des cônes.

(*c*) Couleur et position

Les deux particularités dont nous avons fait usage, dans l'adaptation à l'obscurité, pour distinguer entre l'action des bâtonnets

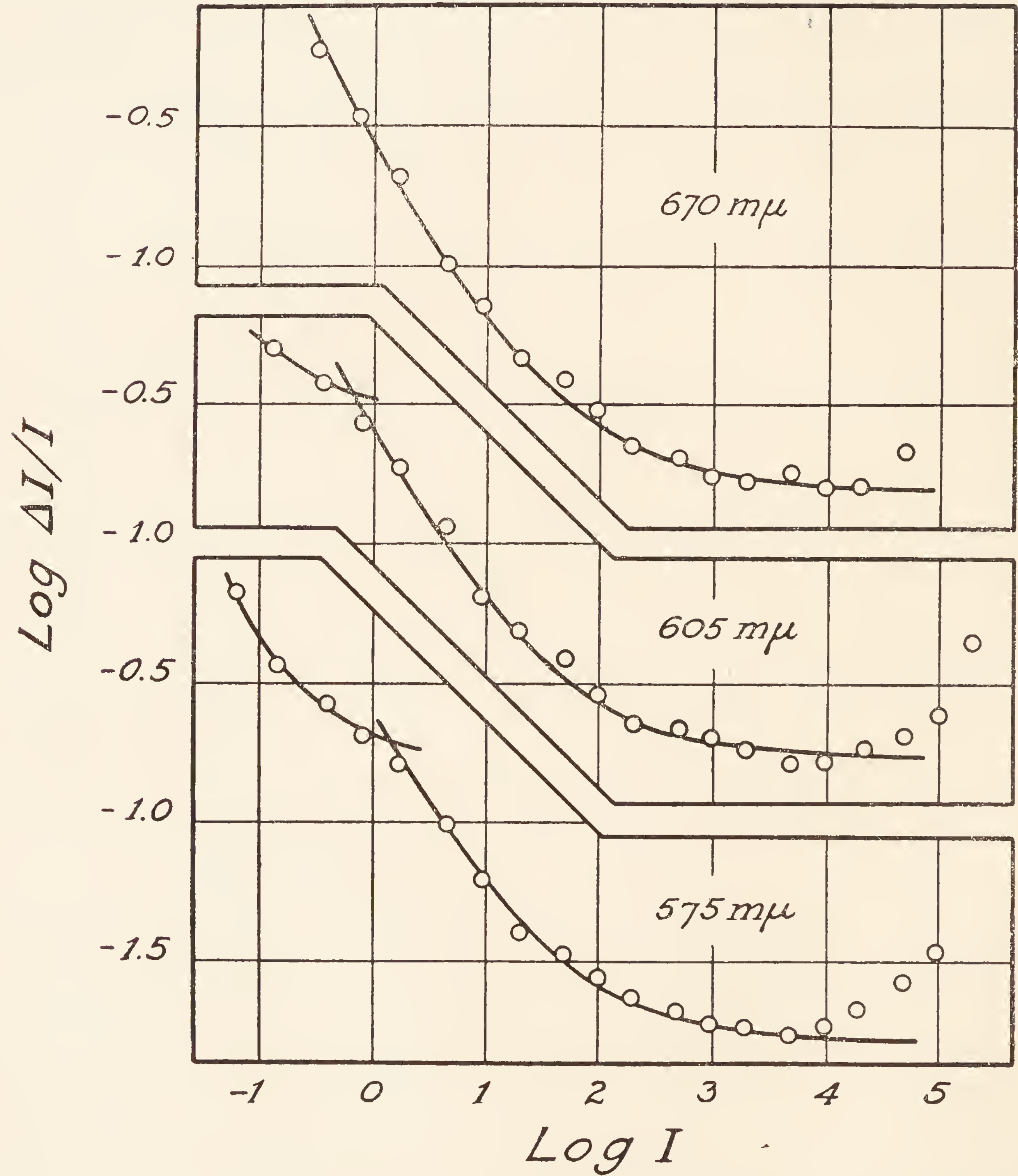


Fig. 16. — Discrimination de l'intensité par l'œil de Koenig avec la lumière spectrale rouge, orange, et jaune (Koenig et Brodhun 1888). Les données rouges sont continues et montrent seulement l'action des cônes, tandis que les oranges et les jaunes montrent en proportion croissante celle des bâtonnets. Comme dans la figure 17 les courbes viennent de l'équation (10) pour la section des bâtonnets et de (11) pour celle des cônes.

et celle des cônes, sont leurs différences en sensibilité spectrale et la dissemblance de leur situation rétinienne. Ces deux caractéristiques sont pareillement utiles dans la discrimination de l'intensité. D'après les courbes de visibilité déjà montrées dans la

figure 1, nous pourrions nous attendre à ce que, lorsque la relation entre $\Delta I/I$ et l'intensité est mesurée avec une lumière extrêmement rouge, l'action des cônes seuls apparaisse et que les données soient continues comme elles le sont avec *Mya* et les insectes. Cependant, avec une lumière orangée, on pourrait prévoir l'apparition supplémentaire d'une petite section des bâtonnets, et celle-ci irait s'agrandissant à mesure que le spectre tend vers le bleu.

Koenig et Brodhun (1888) prirent des mesures de $\Delta I/I$ avec

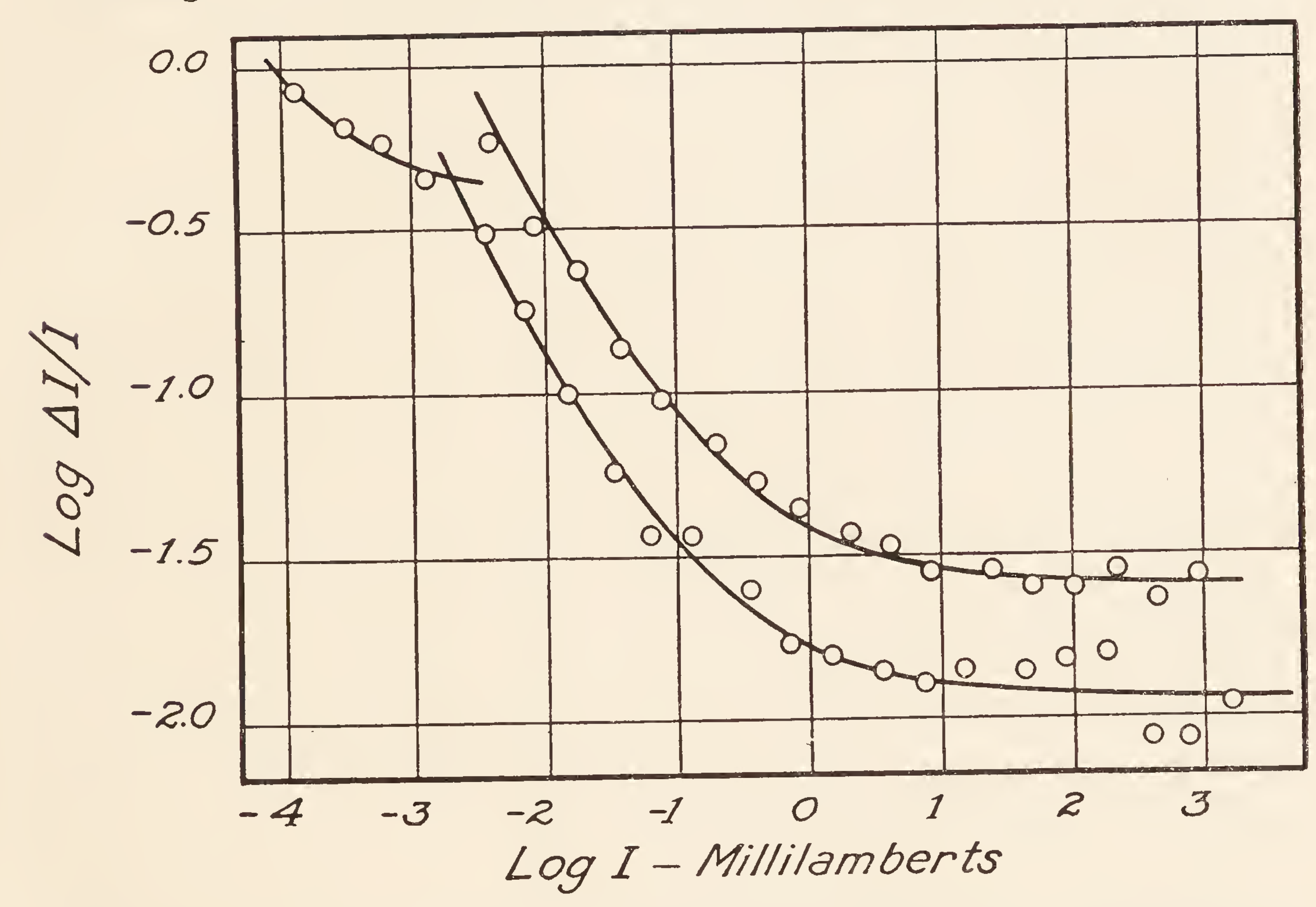


Fig. 17. — Discrimination de l'intensité avec différentes aires rétiniennes, et avec la lumière blanche (Steinhardt 1936). Les données supérieures avec un champ de 56' de diamètre ; les inférieures, avec un champ de 3°44'. Les données supérieures seules témoignent de l'action des cônes et sont décrites comme d'habitude par la courbe venant de l'équation (11). Les données inférieures montrent à la fois l'action des cônes et celle des bâtonnets ; comme dans les figures 17 et 18, la courbe à travers celle-ci vient de l'équation (10), tandis que l'autre vient de (11).

diverses couleurs spectrales, et leurs données pour le rouge, l'orangé et le jaune sont reproduites dans la figure 16. Aucune coupure n'est apparente dans les données pour 670 mμ, mais il en est une clairement marquée dans les données pour 605 mμ et 575 mμ. La section de faible intensité est petite pour l'orangé et grande pour le jaune. Comme nous l'avons dit précédemment, les quelques points qui, par grandes intensités, accusent une élévation de $\Delta I/I$ doivent être négligés car ils étaient indubitablement obtenus

dans des conditions qui n'empêchaient pas cette élévation de se produire.

La seconde manière de démontrer l'indépendance d'action des cônes et des bâtonnets est par des mesures prises avec des aires rétiniennes différemment situées, et cette manière a été employée par Steinhardt (1936). Pour la lumière blanche et les aires expérimentales plus grandes que 2°, ses mesures sans exception rencontrent une double courbe semblable aux données de Blanchard et d'Aubert, tandis que pour les aires plus petites localisées dans la fovea, elles forment toujours des courbes simples comme celles de Koenig et de Brodhun avec une lumière de 670 mμ. La figure 17 montre deux exemples des données de Steinhardt. Les mesures du haut valent pour la lumière blanche et une aire expérimentale de 56′ de diamètre, avec un grand environnement pour maintenir l'œil en entier dans l'intensité prévalente. Cette grandeur de champ rentre totalement dans l'aire sans bâtonnet de la fovea, et les mesures, en conséquence, ne témoignent d'aucun infléchissement. Les mesures du bas, dans la figure 17, étaient prises avec un champ du diamètre de 3°44′, également avec un grand environnement, et elles montrent clairement la présence d'une coupure, indicatrice de l'existence de deux actions séparées : aux intensités hautes celle des cônes, et celle des bâtonnets aux intensités basses.

Smith (1936) a publié récemment des mesures de $\Delta I/I$ prises en employant des champs d'un diamètre de 20′, les deux moitiés desquels sont séparées par des distances variant de 4′ à 30′, et, dans un certain cas, placées chacune dans un œil séparé pour l'appréciation binoculaire. A en juger par les dimensions des champs, toutes ses mesures coïncident avec l'aire sans bâtonnets de la rétine et, comme on s'y attend, ne présentent pas trace de discontinuité. Ces données corroborent ainsi celles trouvées par Steinhardt et appuient la thèse générale de la distinction des cônes et bâtonnets.

CHAPITRE V

STIMULATION INTERMITTENTE ET PAPILLONNEMENT

(*a*) Nature du problème

La relation entre la fonction visuelle et la théorie de la Dualité n'est nulle part mieux illustrée que par l'histoire et les données du problème du papillonnement. Elle est là particulièrement apparente parce que ce champ de la connaissance a subi un développement et une organisation rapides dans les dernières années.

La sensation de papillonnement produite par l'interruption régulière d'une lumière disparaît quand la fréquence des interruptions est suffisamment grande. Le point précis à partir duquel le papillonnement a disparu se nomme fréquence critique de fusion des images, et peut être déterminé avec une précision considérable. Il en résulte que sa valeur s'est trouvée dépendre d'une variété de conditions.

Le plus important facteur qui gouverne la fréquence critique est l'intensité. Quoique la dépendance entre l'une et l'autre ait été reconnue il y a plus de cent ans par Plateau (1829) et qu'elle est avérée dans les travaux d'Emsmann (1854) et de Nichols (1884), c'est seulement il y a 45 ans que Ferry (1892) formula ce qu'on a par la suite nommé loi de Ferry et Porter, c'est-à-dire, que la fréquence critique est proportionnelle au logarithme de l'intensité lumineuse. Les mesures publiées par Ferry appuient cette formule seulement d'une manière générale, mais les données postérieures de Porter (1902) sont adéquates à son énonciation. Le travail de Porter fut corroboré par ceux de Kennelly et Whiting (1907), d'Ives (1912 *a*), et de Luckiesh (1914).

Porter trouva que lorsque la fréquence critique de fusion des images — en tant que cycles par seconde de lumière et d'obscurité — est portée en regard du logarithme de l'intensité, les données

tombent sur deux lignes droites au lieu d'une seule. Les deux lignes se croisent dans une lumière d'environ 0,25 bougie-mètre, et la pente de la ligne inférieure est 1.56 tandis que celle de la supérieure est 12.4. Ces découvertes furent confirmées par Ives (1912 *a*), dont les données pour diverses parties du spectre montrent aussi une double relation logarithmique. Pourtant, la pente des lignes droites et leur point d'intersection semblent varier avec la longueur d'onde de la lumière, les membres supérieur et inférieur de la relation changeant de différentes manières. En outre, Ives découvrit ce fait extraordinaire qu'avec la lumière bleue la ligne inférieure devient horizontale.

Ces particularités sont difficiles à réconcilier avec l'interprétation évidente des données de Porter par les termes de la théorie de la Dualité, et cette difficulté a été accrue par Allen (1919, 1926) qui a tracé au travers de ses mesures environ cinq courtes lignes droites de pente différente au lieu des deux habituelles. A en juger par leur erreur expérimentale, les données présentées par Allen ne justifient pas ce traitement ; les points très probablement reposent sur une ligne continûment courbe. Le travail de Lythgoe et Tansley (1929) clairement ne donne aucun appui à la multiplicité de lignes droites d'Allen.

Lythgoe et Tansley confirment par leurs mesures la relation logarithmique entre intensité et fréquence de fusion, mais n'attachent pas d'importance à sa formulation stricte, telle que la donnent Ferry, Porter, et Ives, et considèrent que leurs données concordent seulement sous certaines conditions avec la relation linéaire de la fréquence critique et du log I. La même chose peut être dite des mesures de Granit et Harper (1930), qui trouvèrent que pour une marge d'environ 1 à 1000 en intensité la fréquence critique est près d'être directement proportionnelle au logarithme de l'intensité. Pour les intensités plus grandes la relation ne tient plus et la courbe de fréquence en fonction du log I tend à devenir horizontale, comme l'avait déjà montré Grünbaum (1898).

Une chose frappante apparaît dans le travail de Lythgoe et Tansley. Ives avait trouvé que pour la lumière bleue le membre inférieur des données est horizontal, et en cela Allen avait confirmé le fait. Cela semblait être une propriété spéciale de la lumière bleue. Pourtant, Lythgoe et Tansley ont noté que quand des mesures sont prises avec une aire rétinienne à 10° du centre

de l'œil, la partie inférieure des données tend à être horizontale même pour la lumière blanche.

Telles qu'elles résultent de ces recherches, il pourrait sembler que les données du papillonnement n'ont pas de sens par rapport à la théorie de la Dualité. Cependant, c'est précisément cette confusion qui m'induisit originellement (Hecht et Verrijp, 1933 *b*) à étudier le papillonnement ; ceci, et le fait qu'aucune des mensurations alors existantes ne couvrait une marge suffisante d'intensités pour définir la relation entre intensité et fréquence critique sur tout le champ fonctionnel de l'œil. Depuis, nous avons mesuré cette relation pour diverses parties de la rétine, pour différentes grandeurs de champs et pour différentes couleurs, pour une gamme de lumière aussi grande que possible, et dans des conditions de fixation et de lumière environnante telles que les données qui en proviendraient puissent être définitives et reproductibles. Il en résulte que la confusion a disparu, et que les données antagonistes sont devenues parties intégrantes d'un schéma qui est en harmonie avec ce que nous savons déjà des choses de la vision.

(*b*) **Mesures centrales et périphériques**

Nous pouvons user de nouveau du mode de penser et d'expérimenter qui dans les précédents chapitres s'est montré excellent pour différencier les cônes et les bâtonnets. Si la séparation des actions de ceux-ci et de ceux-là, telle que la suggèrent les données de Porter, est correcte, il doit être possible de les isoler de la manière usuelle, d'abord en étudiant diverses aires rétiniennes, puis, au moyen d'un éclairement spectral. Si l'on en juge par la distribution des cônes et des bâtonnets, la relation entre la fréquence de fusion et l'intensité, telle qu'elle est mesurée avec les aires centrales d'un plus petit diamètre que 2°, devrait être une fonction continue représentative des cônes, tandis qu'avec les aires plus grandes ou avec de petites aires similaires mais situées en dehors de la fovea la relation devrait affecter une nature double, démonstrative du travail prédominant des bâtonnets aux intensités basses, et des cônes aux intensités hautes.

Les mesures de Hecht et Verrijp (1933 *b*) avec un petit champ central et périphérique montrent que cela est correct. La figure 18 représente deux groupes de mesures d'après mon propre œil, et faites à plusieurs années de distance (Hecht et Verrijp, 1933 *b* ; Hecht et Smith, 1935 ; 1936), avec un champ de 2° situé dans la fovea. Les données prouvent que pour la fovea il y a une relation continue entre la fréquence critique et le logarithme de l'intensité.

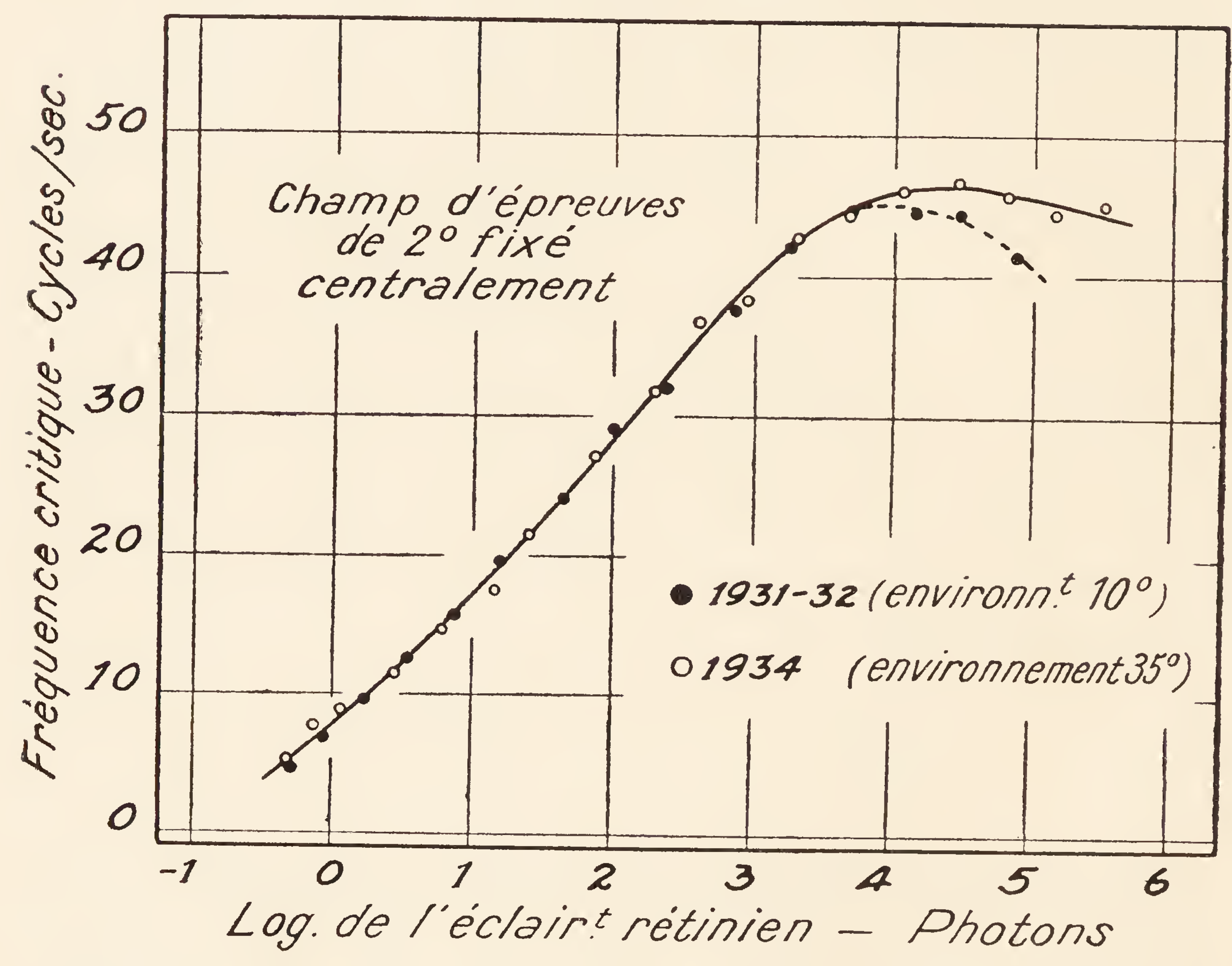


Fig. 18. — Fréquence critique et éclairage. Les données montrent une comparaison, pour le même œil (S. H.) en employant une fixation centrale et un champ papillonnant de 2°, entre des mesures prises à plusieurs années de distance avec un environnement de 10° (Hecht et Verrijp, 1933 *b*) et un autre de 30° (Hecht et Smith, 1936).

La relation est distinctement sigmoïde, la forme en S se prolongeant un peu. Parmi les intensités moyennes, les données reposent avec une précision raisonnable sur une ligne droite, et confirment ainsi celles de Porter, d'Ives et des autres chercheurs, au point d'avoir une pente de même grandeur que celle qu'ils trouvèrent.

En dessous des intensités moyennes les données forment une courbe douce qui s'arrête assez brusquement quand, avec une fixation centrale, le champ paraît uniforme lors même que l'aire expé-

rimentale est éteinte. Aux plus hautes intensités la relation entre fréquence critique et log I cesse rapidement d'être linéaire. La courbe s'aplatit, et de même qu'avec la discrimination de l'intensité, demeure telle pour autant que l'adaptation et l'environnement sont adéquats.

Employant une même grandeur de champ (2° de diamètre

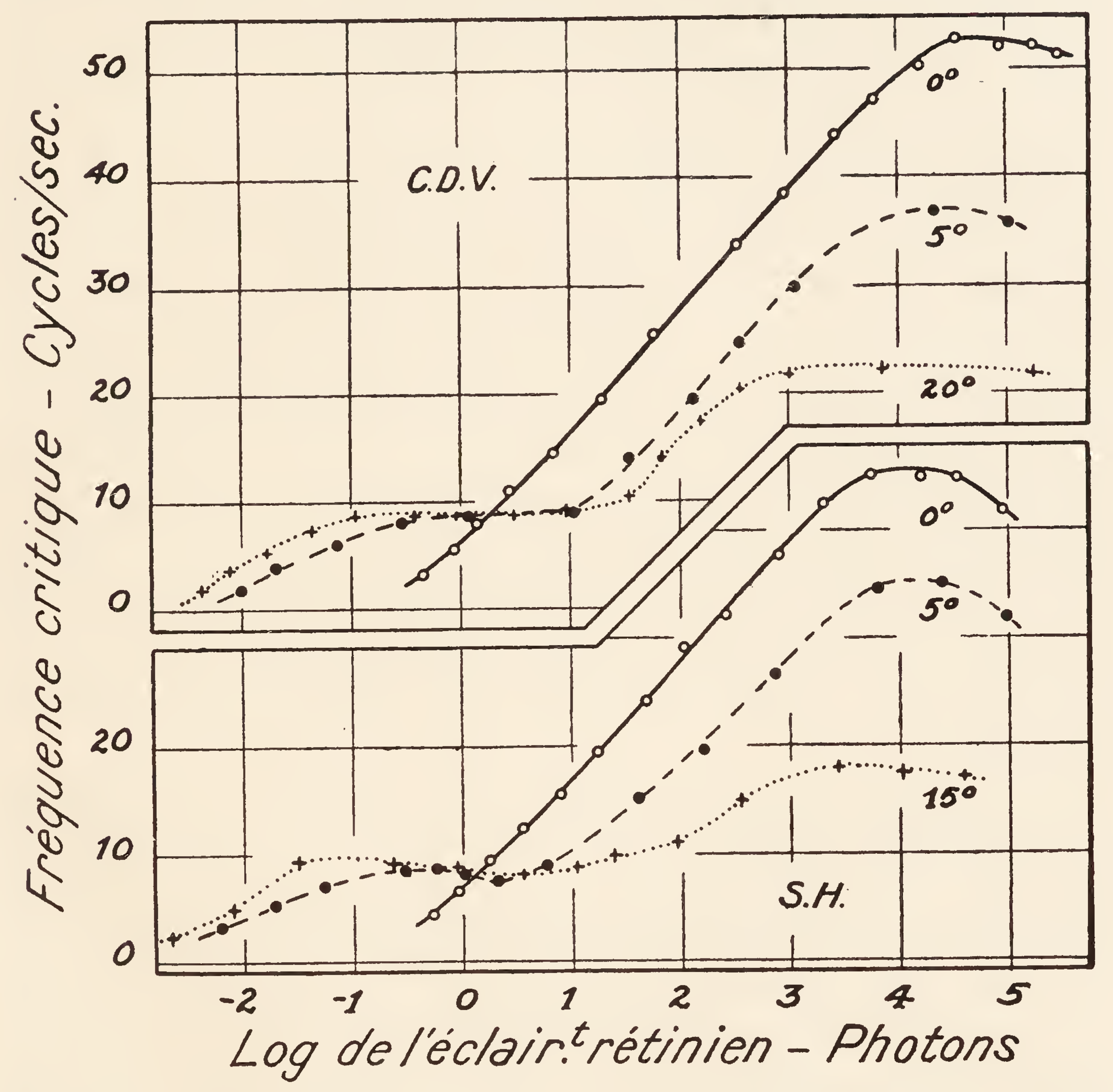


Fig. 19. — Relation entre la fréquence critique et log I pour la lumière blanche avec un champ de 2° en quatre situations rétiniennes : dans la fovea, et à 5°, 15° et 20° au-dessus d'elle. Les données viennent d'Hecht et Verrijp (1933 *b*). A cause d'une erreur dans l'article original, les intensités ont dû être multipliées par 40 pour les corriger en celles données ici.

avec un environnement de 10° sans papillonnement), nous avons mesuré la relation entre intensité et fréquence critique à 5°, 15°, et 20° du centre. Les résultats se trouvent figure 19 et diffèrent d'une manière frappante des données centrales, en ce qu'elles se divisent clairement en deux parties. La première est à faibles intensités, où la fréquence critique s'élève tout d'abord avec log I puis atteint un maximum où elle se maintient approximativement

constante pour environ 1.5 unités logarithmiques. La marge totale d'intensité couverte par cette élévation et cette station est d'environ 3.5 unités logarithmiques. La seconde partie aussi commence avec une élévation de la fréquence critique lorsque log *I* s'accroît, et se termine également quand la fréquence critique atteint son maximum. La marge d'intensité couverte dans cette seconde partie est d'environ 4 unités logarithmiques. Les mêmes résultats sont obtenus, quelle que soit la direction périphérique de l'œil dans laquelle les mesures sont prises.

Puisque le champ central de 2° tombe dans les limites de l'aire rétinienne relativement dépourvue de bâtonnets, la nature continue des données les désigne comme venant de l'action des cônes seuls. La double nature des mensurations périphériques représente très probablement l'action des bâtonnets dans la section de faible intensité et celle des cônes dans la section d'intensité forte. Ceci est confirmé par la croissante séparation des deux sections quand les mesures sont prises de plus en plus loin du centre : la section des cônes tend vers les intensités plus grandes et celle des bâtonnets vers les plus faibles, comme on peut l'attendre de la proportion croissante des bâtonnets par rapport aux cônes dans ces régions.

Nous avons récemment mesuré la relation entre l'intensité et la fréquence critique de fusion dans quatre aires centrales d'un diamètre de 0.3°, 2°, 6°, et 19°, et nos mesures (Hecht et Smith, 1935 ; 1936) confirment ces conclusions. Les données pour E. L. S. sont dans la figure 20 et, comme il va de soi, celles pour 6° et 19° se divisent brusquement en sections des bâtonnets et des cônes, tandis que les champs de 2° et 0,3° n'indiquent pas la section des bâtonnets. La légère courbure dans ces dernières données ne nous concerne pas ici ; il est certain qu'elle n'est pas due à la moindre intervention de bâtonnets.

Les données pour les champs de 6° et 2° sont d'un intérêt extrême dans le problème du papillonnement et de l'aire. Excepté pour l'absence, dans le plus petit champ, de la partie avec bâtonnets, les deux groupes de données sont presque identiques. Pourvu que l'environnement soit le même, le fait de multiplier par neuf l'aire du champ expérimental change à peine la relation entre intensité et fréquence critique, dans la mesure où la fonction des cônes est en jeu (cf. Granit et Harper, 1930).

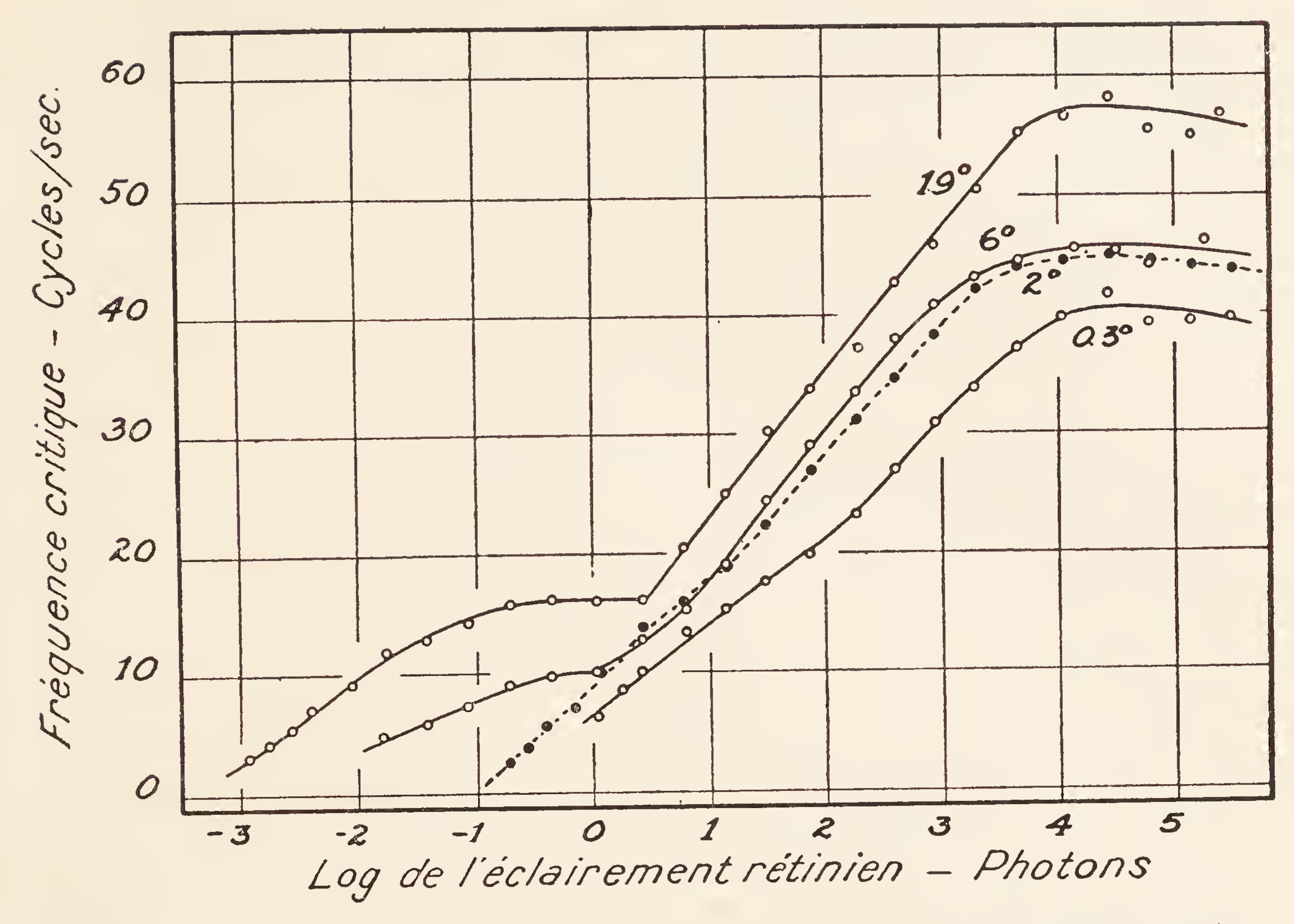


Fig. 20. — Influence de l'aire du champ d'expérience sur la relation entre fréquence critique et log I (Hecht et Smith, 1936).

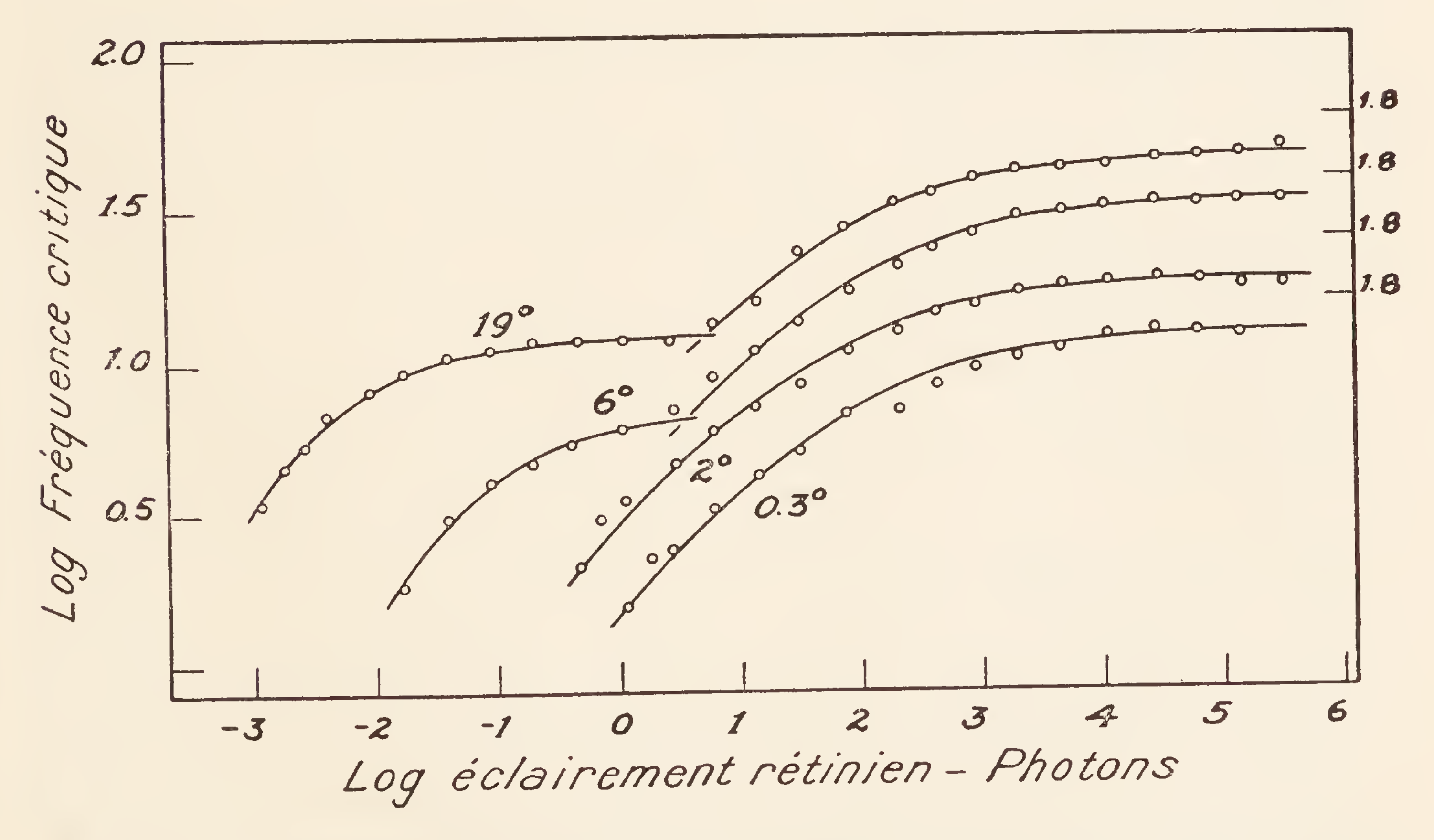


Fig. 21. — Relation entre l'aire et le papillonnement. L'axe de log I est le même pour toutes les données. Les nombres à gauche sur l'axe des log. fréquences concernent seulement les données supérieures ; les autres données ont subi une translation vers le bas de 0,2 unité logarithmique, et leur position exacte est indiquée à droite. Les courbes viennent de l'équation (18) dans laquelle pour les cônes $m = 2$, $n = 2$; et pour les bâtonnets $m = 2$, $n = 1$. *Cf.* Figure 31.

La figure 21 représente les données de S. H., le logarithme de la fréquence critique étant porté en fonction du logarithme de l'intensité. Ce genre de tracé expose d'une façon frappante les phénomènes déjà décrits. En dépit de l'irrégularité dans les données de 0.3°, une courbe unique décrit assez bien les mesures. Cette courbe est même plus descriptive des données de 2°, et elle est aussi tracée à travers les portions de cônes des données de 19° et 6°.

Les sections à bâtonnets de 19° et 6° demandent une courbe légèrement différente qui est la même pour les deux champs. Il convient de signaler que les sections à bâtonnets des deux grands champs ont la même courbe tracée par leur travers. Tandis que ce fait n'est pas vu clairement dans un graphique ordinaire présentant la fréquence de fusion critique par rapport au log *I*, il devient évident dans le diagramme log *I*-log *f* de la figure 21. Cela vient de ce que dans un tracé de cette seconde sorte la forme de la courbe qui met en relation la fréquence critique et l'intensité est invariable et n'est affectée ni par les unités d'intensité ni par les valeurs absolues de la fréquence critique, puisque celles-ci déplacent simplement la courbe sur les deux axes. Le même est vrai des courbes montrées dans la partie qui concerne la discrimination de l'intensité. L'identité des courbes pour 19° et 6° montre que la différence entre elles n'est pas essentielle, mais représente simplement une modification dans l'une des constantes de l'équation qui les décrit.

Le même encore est exactement vrai de toute différence systématique présentée par les données des cônes. Fondamentalement, les systèmes qui dans les bâtonnets et les cônes déterminent la relation entre fréquence critique et intensité, restent les mêmes quelle que soit l'aire. Seuls les paramètres changent avec l'aire. Ceci a enfin été admis par quelques-uns des chercheurs qui s'intéressent à l'étude de l'influence de divers facteurs sur les fonctions visuelles. Par exemple Smith (1936) qui s'occupait essentiellement des synapses et autres éléments nerveux qui influent sur la discrimination de l'intensité, a découvert que la relation fondamentale de la discrimination de l'intensité reste inchangée, et que la meilleure manière de décrire ces diverses influences nerveuses est de noter leurs effets sur les paramètres des équations de base relatives à la discrimination de l'intensité (Hecht, 1934 *a* ; 1935).

La même chose est clairement possible avec le papillonnement, et devrait être faite avant que la détermination et la fréquence de fusion des images ait fait son entrée dans la médecine comme méthode clinique (Granit, 1936).

(*c*) **Données spectrales**

En vue de confirmer l'identification des deux sections décrites par les mesures qui englobent la périphérie, nous avons employé différentes parties du spectre pour étudier la relation de la fréquence critique à l'intensité. Il est bon de regarder de nouveau la figure 1 pour voir à quoi l'on peut s'attendre. L'énergie spectrale ne peut pas produire un effet visuel avant qu'elle ait atteint l'intensité relative indiquée par la courbe des bâtonnets. Au-dessus de ce point, l'action des bâtonnets prédomine jusqu'à ce que le seuil des cônes soit atteint. L'échelle d'intensité sur laquelle dominent les bâtonnets dans la fonction visuelle change au long du spectre : entre 670 et 630 mμ elle est petite et ne s'altère que lentement ; commençant à environ 600 mμ et se dirigeant vers le bleu, l'échelle rapidement s'amplifie, tandis qu'en dessous de 500 mμ elle reste pratiquement constante.

Une investigation préliminaire (Hecht et Verrijp, 1933 *a*) montra la rectitude de notre attente. Nous mesurâmes alors en détail (Hecht et Shlaer, 1935 ; 1936) la relation entre l'intensité et la fréquence critique pour différentes parties du spectre avec un champ d'expérience circulaire de 19° de diamètre, entouré d'une aire sans papillonnement de 35° de diamètre.

Les informations obtenues seront mieux comprises par leur représentation graphique. Comme le montre la figure 22, les données se brisent abruptement en deux sections. Les parties d'intensité haute, identifiées avec l'action des cônes, se rejoignent pour toutes les couleurs. Les parties d'intensité basse, identifiées avec l'action des bâtonnets, sont répandues ainsi qu'on l'attendait et s'étendent vers les intensités de plus en plus basses avec la longueur d'onde décroissante.

A la lumière blanche, la séparation entre les sections de bâtonnets et de cônes montrée figure 20 coïncide presque avec celle de 535 mμ (vert jaunâtre). La séparation par la lumière blanche

dépend en partie des sensibilités spectrales intégrées des bâtonnets et des cônes, et en partie de leurs seuils absolus. Wolf et Zerrahn-Wolf (1936) viennent de communiquer les mesures de fréquence critique pour le poisson-lune *Lepomis* employé par Grundfest (1932 *b*) dans ses recherches sur la visibilité spectrale. De même que Grundfest avait trouvé deux courbes de visibilité, pareillement Wolf et Zerrahn-Wolf trouvèrent deux membres dans les données du papillonnement, indicateurs de l'action des bâtonnets

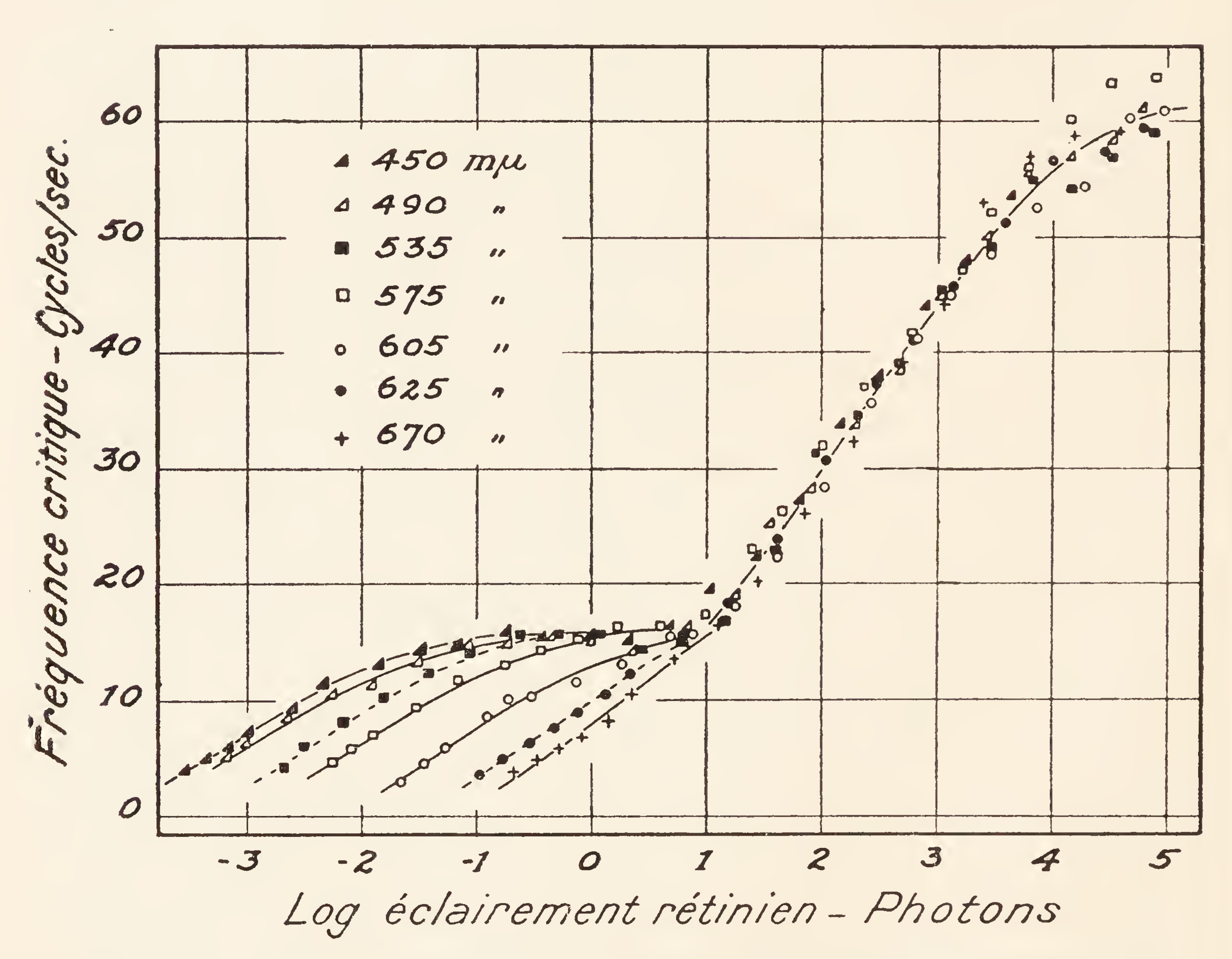


Fig. 22. — Fréquence critique et log *I* dans diverses parties du spectre pour l'œil de S. H. (Hecht et Shlaer, 1936).

et des cônes. La séparation d'intensité des deux membres dépasse 4 unités logarithmiques, la principale section des bâtonnets étant presque impossible à mesurer par sa situation en dessous du seuil de la vision humaine.

La figure 22 résoud le mystère des anciennes mesures d'Ives, en montrant que les parties d'intensité faible dans les données relatives à la fréquence critique, trouvées par lui pour différentes parties du spectre, peuvent être représentées par des lignes droites différant en inclinaison, le rouge étant plus redressé et le violet

quasiment horizontal. Il est visible dans la figure 22 que pour de courtes étendues près de la frontière cônes-bâtonnets, des lignes droites peuvent être tracées à travers les données des bâtonnets, montrant des pentes différentes pour les diverses longueurs d'onde.

Le véritable phénomène, cependant, est totalement différent : la séparation de la section des cônes et de celle des bâtonnets dans l'ensemble s'accroît quand diminue la longueur d'onde.

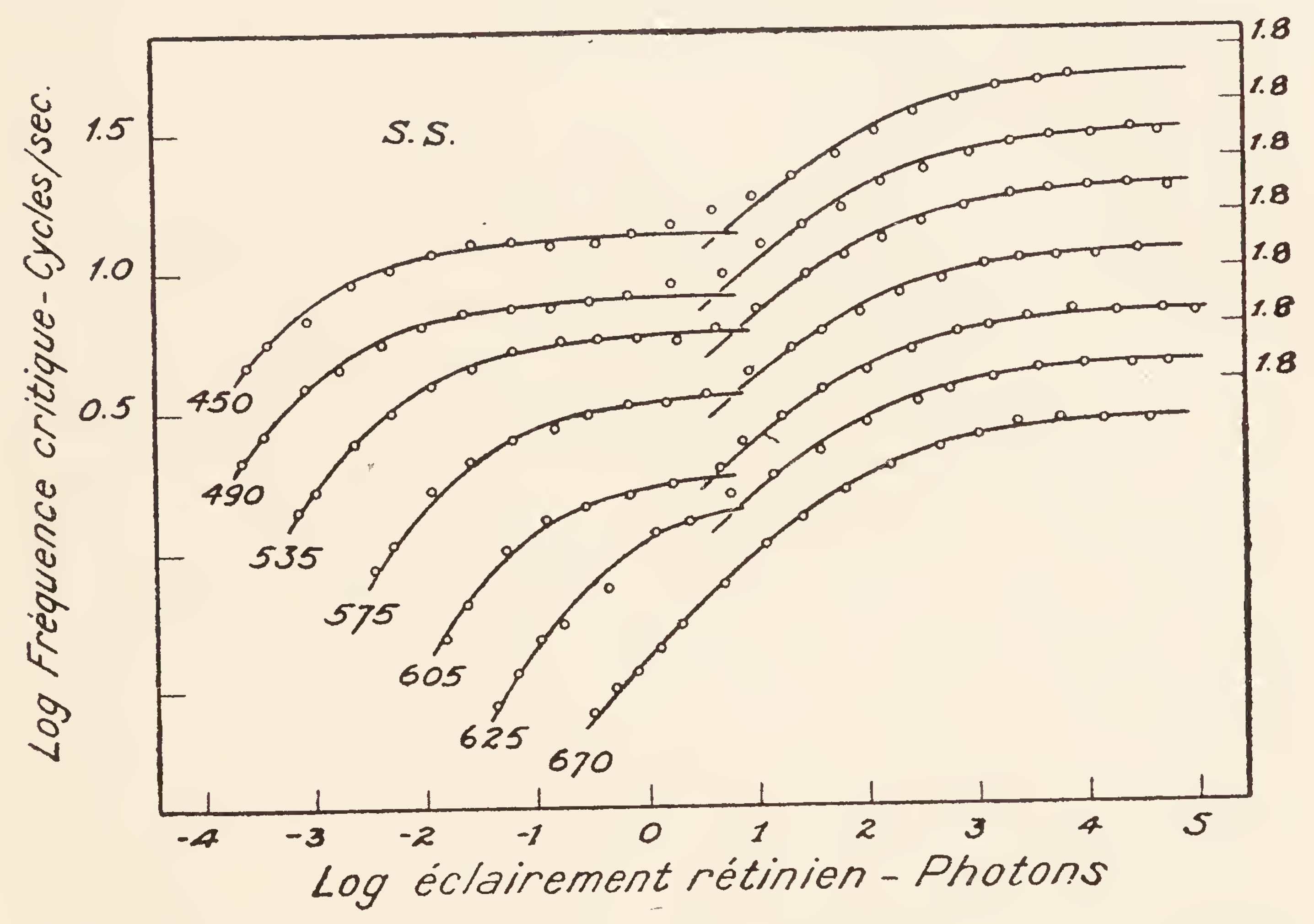


Fig. 23. — Fréquence critique et intensité dans diverses régions spectrales pour l'œil de S. S. (Hecht et Shlaer, 1936) portées en coordonnées logarithmiques. Les nombres sur les ordonnées à gauche concernent les données supérieures ; pour la facilité, les autres ont subi une translation vers le bas de 0,2 unité logarithmique, et leurs positions exactes sont indiquées à la droite. Les courbes viennent de l'équation (18) dans laquelle pour les positions des cônes $m = n = 2$, et pour celles des bâtonnets $m = 2$, $n = 1$.

La figure 23 reproduisant les données de S. S., et dans laquelle le log de la fréquence critique est porté en fonction du log I, le montre d'une façon frappante. Les données pour 670 mμ dessinent une courbe unique et continue, tandis que celles pour toutes les autres parties du spectre sont mieux décrites par deux courbes séparées. La transition entre les deux parties est tout à fait abrupte pour toutes les couleurs sauf le bleu et le violet. La courbe des cônes par grande intensité est dans la même position

pour toutes les couleurs, et le seul effet d'une modification dans la composition spectrale de la lumière est de déplacer la courbe des bâtonnets par faible intensité le long de l'axe d'intensité, sans changer en rien sa forme.

L'identification de la fonction des cônes avec celle des bâtonnets est appuyée par l'observation subjective. Aux faibles intensités et en dessous de la fréquence critique de fusion, le papillonnement est distinctement situé dans la portion périphérique du champ de 19°, en sorte que ce champ ressemble à un anneau, et la dernière trace de papillonnement est toujours dans la périphérie. En accroissant l'intensité, le premier signe de l'approche des cônes est l'apparition de la couleur dans le champ, qui devient identifiable avec certitude à environ 0,5 unité logarithmique, en dessous du point réel d'infléchissement des mesures.

Aux intensités qui entourent la démarcation cônes-bâtonnets, deux lieux de papillonnement séparés sont très souvent apparents près de la fréquence critique : l'un dans la périphérie, l'autre dans le centre. Aux intensités plus fortes que celle de transition, mais proches d'elle, le papillonnement persiste d'habitude plus longtemps dans le centre, mais au delà de ces intensités la dernière trace de son effet peut se situer dans n'importe quelle partie du champ. Il est évident que les bâtonnets ont une action déterminante sur la section de faible intensité, et les cônes, sur celle d'intensité forte, mais les cônes particuliers qui rencontrent la fréquence critique ne sont pas nécessairement les mêmes à travers la section entière de grande intensité. Aux plus hautes intensités, la dernière trace de papillonnement, quand on fait une mensuration, est usuellement dans le centre du champ.

CHAPITRE VI

SEUIL INSTANTANÉ

Une des choses intéressantes dans l'application de la théorie de la Dualité à diverses actions visuelles est qu'elle a éclairé d'une manière inattendue des données qui, bien que fort connues, étaient restées obscures dans leur interprétation et négligées dans leur rapport avec le reste du domaine étudié. Un exemple nous est fourni par les données d'Aubert sur la discrimination de l'intensité, données connues depuis environ 75 ans, et fréquemment citées, mais jamais jusqu'à ce jour reconnues comme démonstratives de la théorie de la Dualité. J'avais moi-même étudié souvent ces données, mais je n'avais jamais vu leur séparation en section des cônes et section des bâtonnets, jusqu'en 1934 quand je construisis log $\Delta I/I$ en fonction de log I, comme il est montré dans la figure 14, où la division, pour ainsi dire, jaillit d'elle-même hors des données. La même chose advint des mesures de Blanchard qu'on trouve dans la figure 15, et celles de Koenig et Brodhun dans la figure 16.

Une situation plus curieuse encore est celle des données de Blanchard (1918) sur les seuils instantanés. Les mensurations de Blanchard étaient de la nature suivante : l'œil est adapté à une intensité donnée en regardant pour quelque temps une aire large et convenablement éclairée. A un moment spécifique cette lumière d'adaptation est supprimée par un obturateur, tandis qu'est déterminée l'intensité minimum à laquelle une aire de 5° fixée centralement devient instantanément visible. Ceci requiert naturellement plusieurs essais, chacun précédé de l'adaptation convenable, jusqu'à ce que soit trouvée l'exacte intensité de seuil qui rend l'aire centrale juste visible immédiatement après l'extinction de la lumière adaptatrice.

Blanchard prit ces mesures dans la gamme entière des intensités visuelles effectives, en employant la lumière blanche aussi bien que les portions rouge, jaune, verte et bleue du spectre isolées par des filtres approximativement monochromatiques. Il trouva que l'intensité du seuil instantané croît avec l'intensité adaptatrice, et que dans un double schéma logarithmique la courbe pour la lumière blanche est pratiquement comme une ligne droite à l'exception des intensités extrêmes, et peut être représentée au-dessus de cette région par l'équation appropriée pour une ligne droite. Il dit de plus que les courbes pour les différentes couleurs sont très similaires à celles du blanc, les seuils instantanés étant presque égaux aux clartés modérées, et très divergents à la plus basse clarté ; et il attribue correctement ce dernier fait au phénomène de Purkinje.

Blanchard ajoute cette observation pertinente que « toutes les courbes de couleurs exceptée celle du rouge présentent une inclinaison marquée, indicatrice d'une dépression de la sensibilité, dans une région située approximativement entre 0,01 et 1 millilambert, région correspondant à peu près à la gamme moyenne des clartés nocturnes intérieures », mais il échoue complètement dans l'interprétation de son observation. J'ai retranscrit ses données figure 24, où la signification de son inclinaison devient apparente grâce à la théorie de la Dualité.

Avec la lumière rouge les mesures présentent presque une fonction continue. Quand elles sont transcrites par elles-mêmes les données rouges peuvent aisément se placer sur une ligne, comme le faisaient celles de la discrimination de l'intensité dans la figure 16 et du papillonnement dans la figure 23. En fait c'est précisément ce que je fis en traçant la première esquisse de la figure 24, pour la présente monographie. C'est seulement quand sont ajoutées les données pour les autres couleurs qu'apparaît la double nature de la fonction, parce que le point de flexion dans les données relatives au rouge, bien que faible, correspond d'une manière évidente avec celui qu'on voit marqué si fortement dans les données du jaune, du blanc, du vert et du bleu. A en juger par les données de transmission publiées par Blanchard, la lumière rouge comprenait le spectre commençant à 600 mμ ; elle aura donc excité les bâtonnets aussi bien que les cônes dans cette aire centrale fixe de 5°.

La figure 24, montre que les portions à grande intensité pour toutes les couleurs et pour le blanc sont très semblables, révélant que leur origine commune est dans l'action des bâtonnets. Sauf pour le rouge, les portions de faible intensité tombent d'une façon

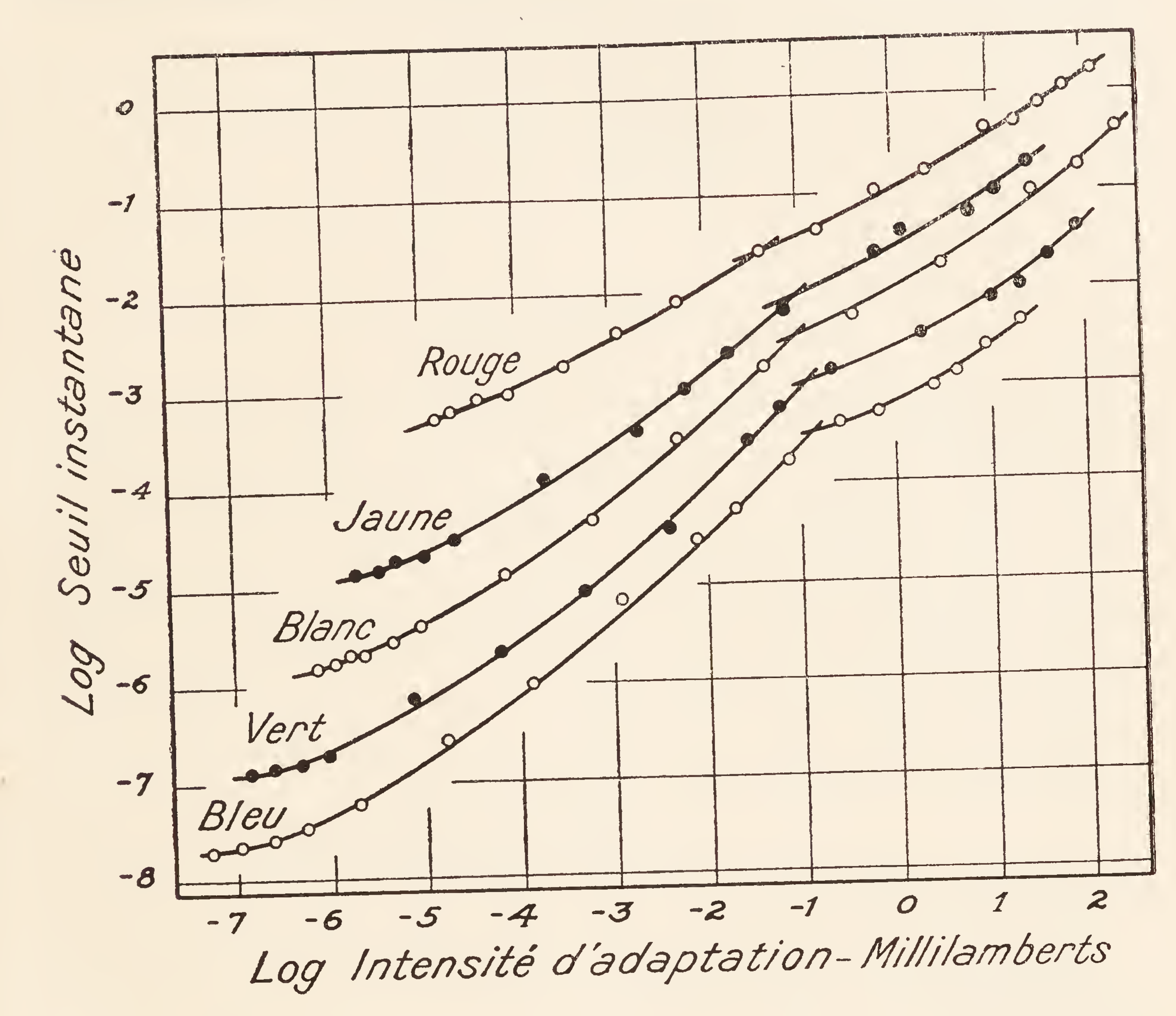


Fig. 24. — Relation entre l'intensité d'adaptation et le seuil instantané pour diverses couleurs (Blanchard, 1918). L'axe de l'intensité d'adaptation est le même pour toutes les données. Les nombres sur l'axe du seuil instantané concernent seulement les données pour la lumière blanche. Pour éviter la confusion les données relatives au jaune ont été déplacées vers le haut de 0,5 unité log. ; et les rouges 1 unité log. ; les vertes vers le bas 0,5 unité log. ; et le bleu, 1 unité log. En fait les portions de grande intensité de toutes les couleurs coïncident pratiquement, tandis que les sections des intensités faibles tombent de plus en plus bas sous le rouge.

aiguë dans une forme qui est approximativement la même pour toutes les mesures. Notons particulièrement que la section de faible intensité des bâtonnets est plus large pour la lumière bleue et devient plus petite à travers le spectre vers le rouge, comme les courbes de sensibilité de la figure 1 nous le font es-

compter. Si nous considérons tout ce qui a déjà été dit au sujet de semblables choses relatives à l'adaptation à l'obscurité, à la discrimination de l'intensité, et au papillonnement, il semble à peine nécessaire de s'étendre longuement sur la signification de ces données.

CHAPITRE VII

ACUITÉ VISUELLE

(*a*) Œil normal

La dernière fonction qui reste à examiner en connexion avec la théorie de la Dualité est le pouvoir séparateur de l'œil et l'influence sur ce pouvoir de l'intensité lumineuse. Une mesure de cette capacité est l'acuité visuelle. Celle-ci est définie comme l'inverse de la distance angulaire qui doit séparer deux contours afin qu'ils puissent être distingués l'un de l'autre, l'unité de séparation étant une minute d'arc. La relation entre l'acuité visuelle et l'éclairement fut d'abord étudiée par l'astronome Tobias Mayer en 1754. Il croyait avoir trouvé que l'acuité visuelle augmente comme la racine sixième de l'intensité lumineuse.

Depuis Mayer, de nombreux chercheurs ont tenté de trouver la nature exacte de la parenté entre l'acuité visuelle et la luminosité. Uhthoff (1886), qui récapitula il y a 50 ans les données, signale à peu près vingt travaux concernant cette phase particulière de la vision. La plupart de ces données couvrent seulement une très petite gamme d'intensités lumineuses, et par conséquent se contentent de confirmer l'expérience quotidienne. Néanmoins, même cette petite gamme permit à Posch (1876) de conclure que l'acuité visuelle varie de très près comme le logarithme de l'intensité lumineuse. Cette relation est confirmée par les données plus complètes de Klein (1873) et de Cohn (1883), bien qu'aucun de ces auteurs n'en ait tiré une semblable conclusion.

Uhthoff lui-même (1886 ; 1890) étudia le sujet davantage, en employant des lumières blanches et colorées couvrant une grande gamme de clartés. Il appert de ses données que d'une façon générale l'acuité visuelle varie en proportion du log I ; la relation entre les deux n'est pas strictement rectiligne, mais sigmoïde. Ses

données sont excellentes, et furent confirmées et developpées en grand détail par Koenig (1897) dont les mensurations par la suite sont devenues classiques.

Depuis les expériences de Koenig et d'Uhthoff le nombre de ceux qui ont mesuré cette relation n'est pas grand. Jusqu'en 1912 ils sont notés dans un excellent mémoire de Löhner (1912) ; une revue antérieure fut faite par Zoth (1905). Ensuite, aucun des travaux (Rice 1912 ; Roelofs et Zeeman 1919, Ferree et Rand 1923 ; Lythgoe 1932 ; Wilcox 1932) n'a couvert la gamme de lumières nécessaire pour une description complète de cette fonction de l'œil. Ils indiquent tous, cependant, que la relation entre la lumière et l'acuité visuelle affecte l'aspect général indiqué par Koenig.

En 1926, je fis une interprétation de ces données (Hecht 1926 ; 1928) dans les termes de certaines notions photochimiques et statistiques qui venaient en compte pour la formulation précise de la relation. Il en résulte la nécessité de connaître l'influence de l'intensité sur l'acuité visuelle chez d'autres animaux que l'homme. De telles études furent bientôt publiées (Hecht et Wolf 1929 ; Hecht et Wald 1934 ; Clark 1935), et montrèrent que la formule générale de la relation est chez tous les animaux à peu près la même que chez l'homme.

Du point de vue de l'action des cônes et bâtonnets, il n'est pas nécessaire de connaître l'aspect précis qu'ont les données pour l'œil humain. La signification des données de Koenig à ce sujet est suffisamment claire, et avait été jusqu'à un certain point comprise par lui-même ainsi que par von Kries (1929). Pourtant, leur pleine valeur pour la séparation des bâtonnets et des cônes devient apparente seulement quand elles sont transcrites sur une double grille logarithmique comme dans la figure 25, puisque de cette manière les plus basses valeurs d'acuité visuelle reçoivent leur part d'importance, et que le pourcentage d'erreur expérimentale est partout de la même grandeur.

Par la figure 25, il apparaît que, avec la lumière rouge il y a une seule relation continue entre l'acuité visuelle et l'intensité, tandis qu'avec la blanche, la verte et la bleue il y a deux relations, l'une pour les grandes intensités et l'autre pour les faibles. Koenig avait eu des difficultés considérables avec la lumière bleue et n'avait pu compléter les mesures relatives à la grande clarté et à la grande acuité visuelle. Le membre de haute intensité est le même pour

toutes les couleurs comme pour le rouge et doit par conséquent représenter l'action des cônes; semblablement l'action des bâtonnets est avérée par la similitude de la portion de basse intensité pour le bleu, le vert et le blanc, ainsi que par son absence complète pour le rouge. Notons spécialement la position sur l'axe des inten-

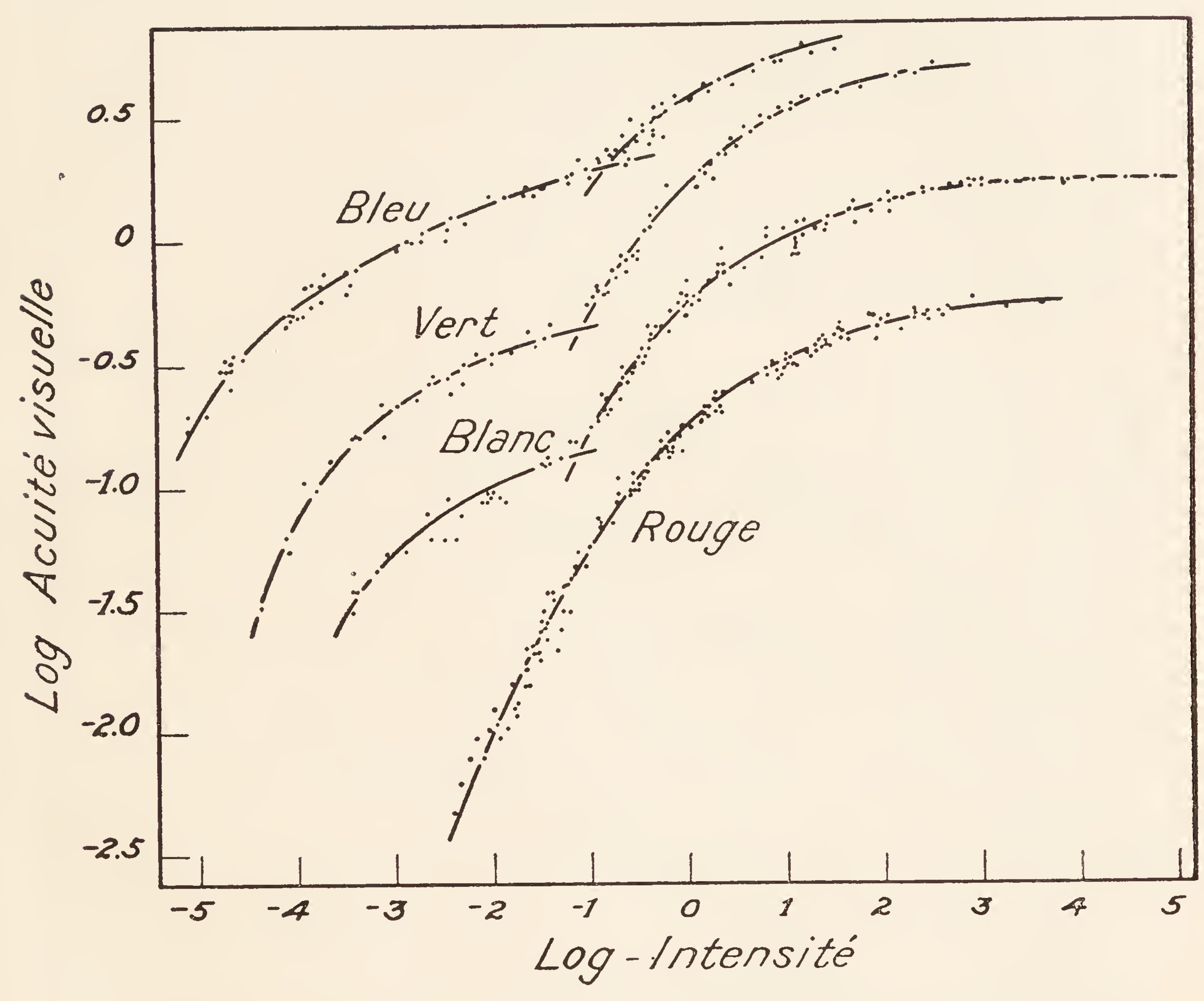


Fig. 25. — Acuité visuelle et clarté pour différentes couleurs (Koenig, 1897). L'axe d'intensité est le même pour toutes les couleurs. Les nombres sur l'axe d'acuité visuelle concernent seulement les données de la lumière blanche. Pour faciliter la présentation des données, les mesures relatives au rouge ont été abaissées de 0,5 unité log.; celles du vert 0,5 unité log.; celle du bleu 1 unité log. vers le haut. Il n'est pas besoin d'insister sur la séparation des données en deux sections.

sités et la grandeur relative des portions à bâtonnets dans le bleu, le vert et le blanc. La section bleue est la plus large, puis vient le vert, puis le blanc, et le rouge est inexistant, ce qui est dû au déplacement de la section des bâtonnets le long de l'axe des intensités comme il se voit dans la figure 5, pour l'adaptation à l'obscurité et dans la figure 23 pour le papillonnement.

(*b*) Chromopsie intégrale

Koenig avait compris les rapports de ses mesures de l'acuité visuelle avec le comportement des cônes et bâtonnets parce que son travail avait été fait presque immédiatement après que von

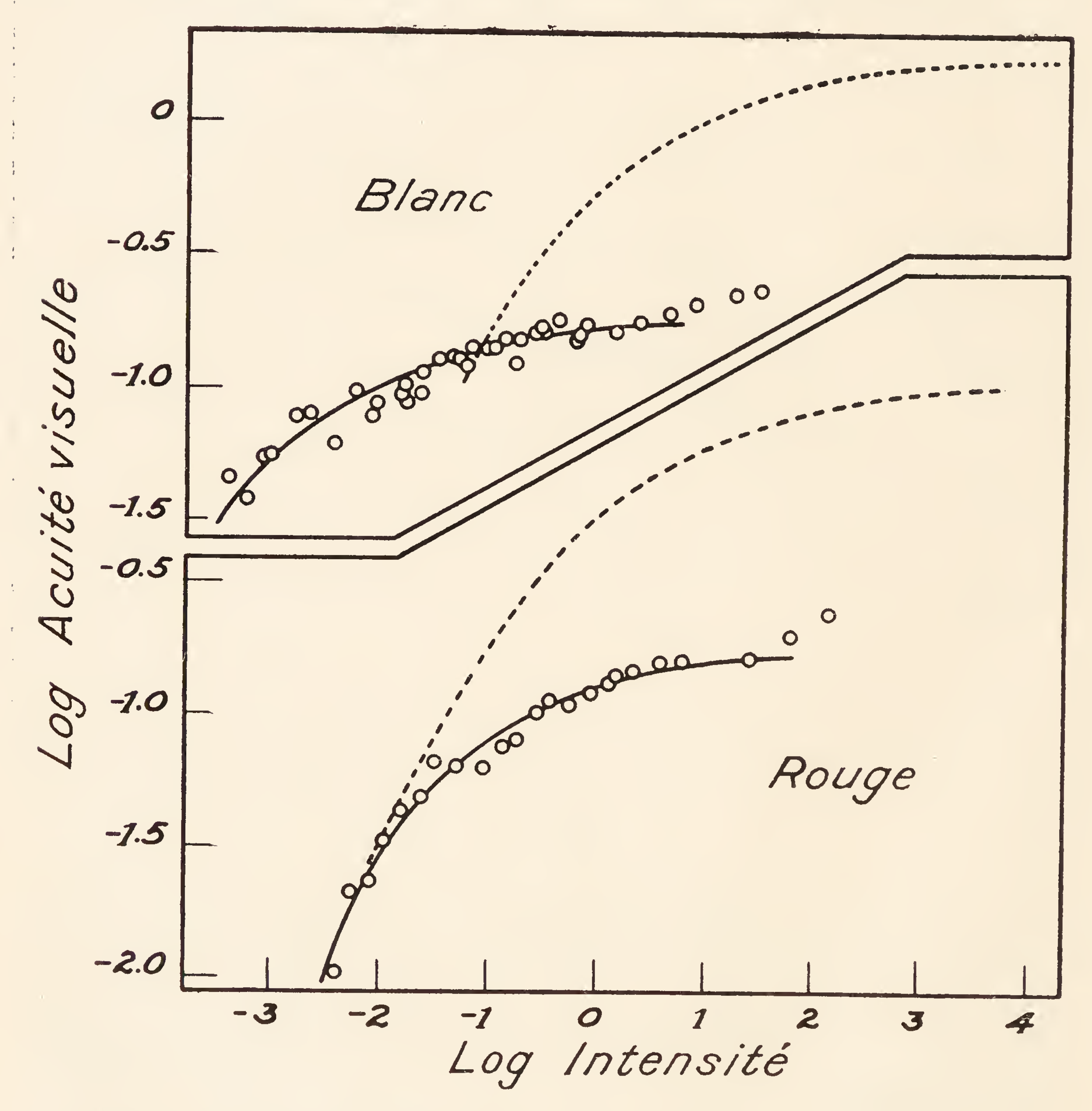


Fig. 26. — Acuité visuelle et clarté avec la lumière rouge et blanche pour un sujet atteint de chromopsie intégrale (Koenig, 1897). La courbe du blanc et celle du rouge, venant des données normales de la figure 25, ont été transcrites ici aux fins de comparaison.

Kries eut réintroduit l'idée d'une double action dans la physiologie de la vision. Koenig sentait que chez un sujet atteint de chromopsie intégrale la partie supérieure des données disparaîtrait et laisserait seulement le membre inférieur et quelque extension

de celui-ci. En conséquence il étudia l'acuité visuelle d'un tel sujet, en employant les lumières blanches et rouges.

Les données qu'il obtint se trouvent dans la figure 26 et sont construites dans les mêmes coordonnées que les données normales. Aux fins de comparaison, y sont jointes les courbes d'un œil normal pour le blanc et le rouge, prises dans la figure 25. Avec la lumière blanche les données pour le sujet atteint de chromopsie coïncident exactement avec la portion de bâtonnets de la courbe normale. En outre elles s'étendent d'une façon continue au delà du point où la courbe normale s'infléchit à l'entrée en jeu des cônes. Quelques points aux plus hautes intensités avec la lumière rouge ou blanche indiquent peut-être chez le sujet une activité rudimentaire des cônes.

Les données pour la lumière rouge sont particulièrement révélatrices. Elles ressemblent beaucoup en configuration aux portions des bâtonnets pour le vert, le bleu et le blanc dans les données de l'œil normal. Mais elles souffrent d'un gauchissement le long de l'axe d'intensité tout comme le font celles du papillonnement rouge dans la figure 22, et se terminent juste à la droite des données normales du rouge, coïncidant avec celles-ci aux plus basses intensités. Dans la figure 26 les données du rouge chez le sujet, sont au dessous de celles de la vision normale et à leur droite, ce qui explique pourquoi la courbe normale du rouge est continue et sans brisure. Ce n'est pas que les bâtonnets ne fonctionnent pas dans la lumière rouge, mais que dans cette lumière les cônes ont à peu près les mêmes seuils d'intensité que les bâtonnets (*cf.* fig. 1) ; et puisque les cônes sont plus rapprochés l'un de l'autre dans la fovea que ne le sont les bâtonnets dans la périphérie, ils peuvent analyser de plus petites distances et par conséquent dominent les mesures en enregistrant les plus hautes acuités visuelles correspondantes.

Il est évident que la caractéristique dominante qui différencie l'action des cônes et des bâtonnets dans l'acuité visuelle est purement anatomique. Pour d'autres capacités visuelles la différence dominante peut être toute différente, et peut dépendre des propriétés du mécanisme photorécepteur. Dans l'adaptation à l'obscurité c'est très probablement la vitesse de régénération chimique qui sert à séparer les bâtonnets des cônes dans les mensurations. Pour la discrimination de l'intensité et le papillonnement c'est

peut-être la différence dans la cellule réceptrice du changement photochimique immédiatement effectif. Quelle que soit la base qui fait se différencier l'action des cônes et des bâtonnets, elle exprime les courbes de sensibilité spectrale, et les mensurations la révèlent.

CHAPITRE VIII

LA NATURE DE L'OPÉRATION PHOTORÉCEPTRICE

(*a*) Vues générales

L'objet premier de cet essai a été de montrer que les diverses fonctions visuelles que l'on a mesurées avec précision correspondent très simplement avec la théorie de la Dualité de Schultze, Parinaud et von Kries, laquelle partage la vision entre le comportement des bâtonnets et celui des cônes. Ce but est maintenant atteint, et ne nous a pas montré beaucoup plus que les données elles-mêmes. Le second objectif est d'aller quelque peu plus avant dans la signification quantitative des mesures, et de considérer leur relation aux opérations qui ont probablement lieu dans les bâtonnets et les cônes quand ceux-ci sont activés par la lumière.

Une telle recherche s'étend plus loin que la seule vision de l'homme, et même que celle des vertébrés ; car presque tous les animaux sont sensibles à la lumière. Un fait significatif au sujet de cette sensibilité est non seulement qu'elle soit si répandue, mais que ses manifestations soient aussi semblables chez des animaux très différents. Il semble y avoir certaines propriétés générales communes à presque tous les animaux photosensibles. Le chapitre IV, dans lequel nous examinions les données relatives à la discrimination de l'intensité, a montré qu'une telle affirmation n'est pas simplement une figure littéraire, mais que les données numériques ont en fait essentiellement la même forme pour tous les animaux chez qui l'on a étudié cette fonction. Le même est vrai du papillonnement et de l'adaptation au noir. Ceci semblerait indiquer qu'il y a une similitude fondamentale dans l'organisation du système sensoriel, et que la relation entre la lumière et sa réception affecte un aspect qui est déterminé, d'une part, pour les

propriétés de la lumière et de l'autre par celle de la nature des animaux. C'est de cette similitude essentielle, et de la nature des opérations correspondantes que nous traiterons maintenant. Dans ce chapitre et le suivant, je propose de montrer que les données précédentes peuvent fournir des notions très définies de ce que sont ces opérations.

Les idées les plus générales qu'on peut avoir sur les événements qui se passent dans la réception de la lumière supposent trois choses. L'une est qu'il faut une substance sensible qui absorbe la lumière et que celle-ci change en un ou plusieurs produits actifs. L'autre est qu'il est nécessaire que se maintienne la provision de matière photosensible ; autrement elle viendrait à s'épuiser et la réception de la lumière prendrait fin avec elle. Ces deux opérations peuvent être nommées réaction lumineuse primaire et réaction obscure primaire. Enfin, les substances actives de la réaction lumineuse primaire doivent faire quelque chose dont le résultat final est un influx venant de la cellule réceptrice. Ceci est la réaction obscure secondaire.

Ces trois besoins sont un minimum ; et pour plusieurs années je les ai suggérés dans l'une ou l'autre forme, et j'ai conçu des expériences pour révéler leurs propriétés spéciales. Sans doute, l'opération photoréceptrice dans son ensemble est plus compliquée que celle donnée par les trois réactions essentielles. De plus, les mensurations de la vision et de la sensibilité lumineuse impliquent non seulement l'opération réceptrice dans les éléments sensoriels, mais les influx nerveux suscités par les éléments stimulés et par ceux qui sont voisins, aussi bien que toute sorte de modifications nerveuses centrales desquelles nous ne savons que peu ou rien. Puisque tout cela est en rapport avec la mensuration de la vision, cela influe aussi jusqu'à un certain point sur ses caractéristiques. Pourtant, quoi que soit ce qui détermine la nature de la vision, c'est l'action de la lumière sur les éléments sensoriels qui suscite en dernier lieu les influx qui traversent ce système optique. Par conséquent les diverses propriétés de la vision et de la photoréception doivent tenir une partie de leur formulation quantitative du caractère des réactions qui interviennent entre la lumière et les éléments sensibles. Il est d'un intérêt biologique primordial de découvrir l'étendue de cette corrélation.

(*b*) Modèle hypothétique de la vision

La description de l'opération photoréceptrice donnée ci-dessus est délibérément générale ; même telle, certaines remarques mathématiques peuvent être faites à son sujet (Arnold et Winsor 1934 ; Winsor et Clark 1936) ; et ces remarques, bien que générales aussi, sont néanmoins très révélatrices. Pourtant, dans le développement de nos idées sur l'opération photoréceptrice, je propose de suivre une différente voie. Les réactions qui ont à se produire peuvent seulement être chimiques ou photochimiques. Les propriétés de telles réactions ont été étudiées et clairement formulées. On peut donc considérer certaines possibilités concrètes de divers degrés de simplicité et de clarté, et en tirer des équations qui se puissent comparer numériquement avec les données. En d'autres mots, on peut construire des modèles du système photorécepteur ; à ces modèles on peut appliquer les lois connues de la chimie, et l'on peut alors comparer les résultats théoriques avec les mesures provenant de divers organismes et fonctions.

Depuis que le premier (Hecht 1918, 1919), je suggérai un tel modèle et l'appliquai à des mensurations, beaucoup a été appris au sujet de l'opération photosensorielle. En fait, une part des informations fut réunie dans le but exprès de mettre à l'épreuve le modèle. Il en résulta qu'il a changé dans quelques détails, mais qu'essentiellement il continue de requérir une réaction primaire lumineuse et une réaction primaire obscure, suivie d'une réaction obscure secondaire.

J'hésite toujours avant de faire une représentation concrète du modèle, car un tel schéma est menacé d'être pris trop au sérieux. Mais puisque une formulation concrète sert d'auxiliaire à la compréhension des idées évoquées ici, notre schéma est utile, qui représente un hypothétique modèle de l'opération photoréceptrice :

$$\xrightarrow{\text{lumière}} \boxed{\begin{array}{ll} S \rightleftarrows P + A + B & \\ \uparrow & B + L \rightarrow T \\ S \leftarrow P + A + C & \end{array}} \xrightarrow{\text{influx}}$$

Mais il faut le tenir seulement pour un résumé commode des données antérieures et des idées qu'il faudra formuler.

La lumière pénètre la cellule sensorielle. Elle est absorbée par la substance sensible S présente dans la cellule, et cette substance est convertie en un ou plusieurs produits de décomposition P, A, B, etc. Ceux-ci sont incapables de produire et de transmettre un influx au nerf rattaché. Pour faire cela ils doivent susciter une réaction secondaire $L \rightarrow T$ qui est toute prête à se manifester, mais ne le peut sans l'assistance de l'un des produits, disons B, qui active L ou s'y mélange pour déclancher la réaction. Bien entendu il est également possible que le produit B lui-même subisse la transformation secondaire et devienne T. La substance L est une matière indifférente et neutre, son produit T est une substance active dont la présence sous une certaine concentration agit chimiquement ou électriquement sur la cellule pour qu'elle transmette un influx à la fibre nerveuse rattachée.

Un système semblable est simplement une réaction photochimique couplée composée d'une réaction photochimique primaire et d'une réaction obscure secondaire, et comme tel est familier à ceux qui étudient la photochimie. En outre la réaction primaire est reversible. Aux fins de simplicité on peut tenir peut-être cette reversibilité pour complète. Cependant il est vraisemblable que la réaction est seulement pseudoreversible, et requiert un autre facteur ou une substance C qui est fournie par le reste de la cellule ou par la circulation, pour se combiner avec le produit principal avant qu'il puisse recréer la substance sensible originelle S. Dans cette conception le modèle hypothétique est un cycle de deux réactions qui, quand il est mû par la lumière, fournit une constante provision de photoproduits qui réagissent pour transmettre un influx de la cellule au nerf qui s'y rattache. Il convient d'expliquer que la séparation spatiale, dans le modèle, des réactions primaire et secondaire, est purement le fait du diagramme. On doit supposer que les substances sont toutes intimement mêlées dans la cellule.

Tel qu'il est donné ici, le modèle traite de substances purement hypothétiques. Néanmoins, sa ressemblance avec un système chimique aussi réel que le pourpre visuel n'est que trop apparent. Il en est spécialement ainsi à cause du travail passionnant de Wald (1934, 1935 *b*) sur la nature chimique du cycle visuel dans les bâtonnets. Le pourpre visuel que Kuehne (1879) ne put jamais

séparer de la neurokératine, est très probablement le composé d'une protéine avec une caroténoïde. Wald a montré que dans la rétine ce composé photosensible forme un système cyclique, partiellement reversible et partiellement pseudoreversible, avec une vitamine A et une autre caroténoïde, la rétinène.

Par surcroît nous avons récemment réussi (Hecht, Chase, Shlaer et Haig 1936) à préparer des solutions de pourpre visuel qui, après décoloration par la lumière, peuvent inversement, quand on les place dans le noir, régénérer leur sensibilité lumineuse originelle. En d'autres mots, le modèle hypothétique est fondé sur une connaissance chimique réelle.

Il est important d'insister sur ce que le modèle n'a pas besoin d'être considéré dans son entièreté quand un effort est fait pour comparer les conséquences théoriques de son action avec les données numériques réelles de la vision et de la photoréception. Pour un tel but on peut simplement en examiner des fragments. Ceci équivaut à faire certaines suppositions simplificatrices en vue de rendre intelligible le mécanisme, et raisonnablement possible son expression mathématique. Pourtant, il est bon de se souvenir que ce sont là des abstractions et des simplifications ; il faut toujours en revenir au diagramme le plus compliqué de façon à garder à l'esprit ce que signifient les simplifications et ce que l'opération implique réellement.

CHAPITRE IX

COMPARAISONS ENTRE LA THÉORIE ET LES MESURES

(*a*) L'état stationnaire

En vue d'étudier la relation des données concernant la vision avec le mécanisme photorécepteur, nous allons considérer quatre aspects de l'activité visuelle : la discrimination de l'intensité, le seuil instantané, l'acuité visuelle, et le papillonnement. La raison de notre choix est que ces quatre fonctions représentent les propriétés de l'œil quand il est dans une condition d'adaptation constante. Nous verrons qu'il est possible de décrire ces mesures quantitativement par les termes du plus simple système photochimique représentant les réactions primaires lumineuse et obscure seules.

Pour l'instant oublions les relations compliquées suggérées dans le précédent chapitre, et supposons que les réactions primaires lumineuse et obscure forment un système complètement reversible

$$S \underset{\text{obscurité}}{\overset{\text{lumière}}{\rightleftarrows}} P + A.$$

Ce qui signifie probablement que la substance additionnelle C, que fournit le corps, est présente en excès de telle sorte que ses changements en concentration peuvent être ignorés.

Prenons comme a la concentration initiale totale de la matière sensible S ; éclairons-la d'une lumière d'intensité I ; disons qu'à ce moment t la concentration des photoproduits est x ; et admettons que quelques-uns de ces produits réunis par eux-mêmes ou avec l'aide de substances additionnelles reforment la matière sensible. La vitesse de l'opération entière sera

(4 $$(dx/dt)_I = k_1 I(a - x)^m - k_2\, x^n$$

où m et n représentent respectivement l'ordre de la réaction photochimique primaire et de la réaction régénératrice obscure primaire; k_1, et k_2 sont leurs constantes de vitesse, k_1 englobant le coefficient d'absorption. L'intensité figure comme première force parce que ceci est la seule hypothèse compatible avec la loi de Talbot (Arnold et Winsor 1934), ainsi qu'avec les idées courantes sur l'absorption telles qu'elles figurent dans l'équation (3) du second chapitre.

Dans une clarté continue, corespondant à l'adaptation de l'œil à une intensité lumineuse constante, un tel système photochimique atteint un état stationnaire dans lequel les vitesses de la réaction opposée deviennent égales ; les concentrations de matière sensible et de photoproduits deviennent constantes ; et l'équation (4) devient égale à zéro. Ceci donne

$$KI = x^n/(a - x)^m \tag{5}$$

où pour la commodité $K = k_1/k_2$.

L'équation (5) décrit l'état photostationnaire établi par la lumière dans les termes des idées chimiques les plus simples sur les réactions primaires lumineuse et obscure. Il est nécessaire de noter que cette équation exprime une simplification dans la pensée et ne doit pas être prise littéralement. Elle ne signifie pas que les concentrations de matières sensibles et de photoproduits sont statiques, et que rien ne se produit dans le système récepteur. Tout au contraire, elle veut dire que la réaction photochimique primaire et la réaction primaire obscure agissent toutes deux continuellement, mais que leurs vitesses sont égales. Elle signifie que la lumière absorbée par la concentration $(a - x)$ du matériel sensible S est changée régulièrement en photoproduits B qui à leur tour fournissent une provision régulière d'influx entre la cellule nerveuse et le nerf. En d'autres mots, le système récepteur, quoiqu'il soit ici décrit mathématiquement dans des conditions restreintes comme un système complètement reversible, est réellement un système cyclique pseudoreversible, et doit toujours être considéré comme tel pendant les développements mathématiques qui vont suivre.

L'examen des données précédentes révèle que la discrimination de l'intensité, le seuil instantané, l'acuité visuelle et le papillonnement dépendent tous de l'intensité lumineuse comme s'ils étaient déterminés par les conditions de l'état stationnaire décrit

dans l'équation (5). En fait, la relation entre l'équation et les données est si étroite, qu'il est possible de déterminer d'après les données la valeur précise de *m* et *n* dans l'équation.

(*b*) Discrimination de l'intensité

Quand l'œil est exposé à une lumière d'intensité I, la vitesse combinée des réactions primaires lumineuse et obscure dans l'opération photoréceptrice est celle donnée par l'équation (4). Dans une adaptation complète à cette intensité la vitesse tombe à zéro, et l'équation devient

$$(6) \qquad I = k_2 x^n / k_1 (a - x)^m.$$

Si ce système est maintenant exposé à l'intensité $I + \Delta I$, qui est celle immédiatement perçue comme plus claire que I, la vitesse initiale sera

$$(7) \qquad (dx/dt)_{I + \Delta I} = k_1 (I + \Delta I)(a - x)^m - k_2 x^n,$$

aucune modification de la concentration n'ayant encore pris place. Soustrayant (4) de (7), nous obtenons

$$(8) \qquad (dx/dt)_{\Delta I} = k_1 \Delta I (a - x)^m.$$

Admettons que l'accroissement d'intensité ΔI soit ressenti quand $(dx/dt)_{\Delta I}$ est constant et égal à c'. Ceci veut dire probablement que dans un court moment Δt, un accroissement constant de matière sensible Δx sera décomposé par l'addition de ΔI ; ce petit accroissement Δx peut se présenter comme un accroissement donné dans la fréquence des influx partant de la cellule réceptrice pour la fibre nerveuse connexe (Adrian et Matthews 1927 ; Hartline, 1934). L'équation (8) donne alors $\Delta I = c' / k_1 (a - x)^m$. Divisant cette valeur de ΔI par celle de I dans l'équation (6) nous obtenons

$$(9) \qquad \Delta I / I = c' / k_2 x^n$$

comme descriptive de $\Delta I / I$ dans les termes du système photorécepteur général. En d'autres mots la discrimination de l'intensité varie en raison inverse de la puissance de concentration des photoproduits présents à l'état stationnaire.

En vue de comparer cette dérivation générale avec les données spécifiques qui placent $\Delta I / I$ en fonction de I, il est nécessaire de

remplacer x par I divisé des équations de l'état stationnaire (5) et (6), et ceci requiert des valeurs spécifiques pour m et n. Quand m et $n = 1$, c'est-à-dire quand les réactions primaires lumineuse et obscure sont toutes deux monomoléculaires, l'équation (9) devient

(10) $$\Delta I/I = c(1 + 1/KI)$$

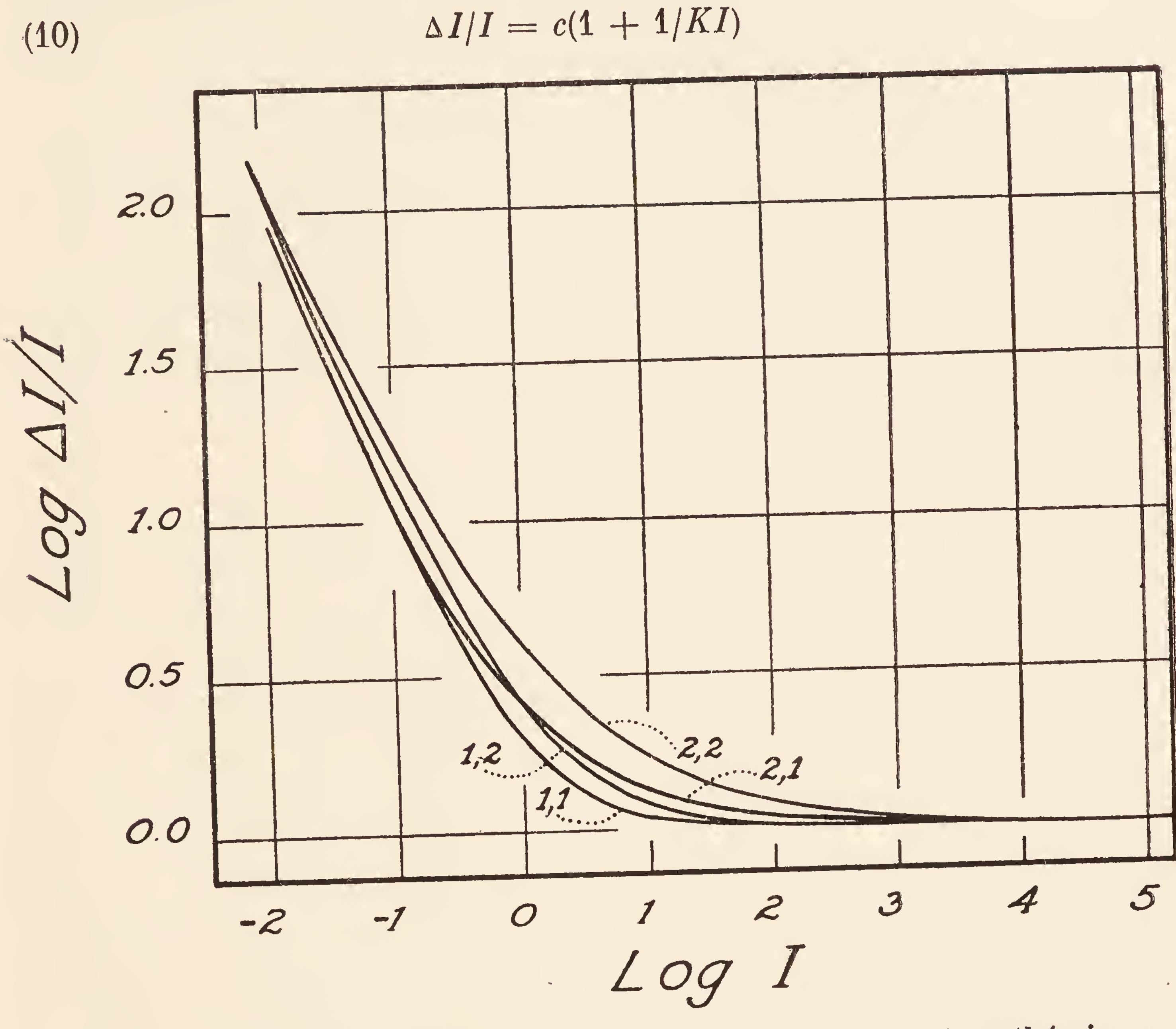


Fig. 27. — Relation entre $\Delta I/I$ et I aux termes des dérivations théoriques. Tracées en coordonnées logarithmiques, les courbes ont une forme qui est indépendante de toute constante dans les équations, mais qui est déterminée par les valeurs de m et n représentant l'ordre des réactions primaires obscure et photochimique dans le système photosensoriel. Les nombres joints aux courbes indiquent la valeur de m et n.

où $K = k_1/k_2$, et $c = c'/ak_2$. Quand $m = n = 2$, c'est-à-dire quand chaque réaction est bimoléculaire, l'équation (9) devient

(11) $$\Delta I/I = c(1 + [1/KI]^{1/2})^2$$

où $c = c'/a^2k_2$.

Les équations (10) et (11) sont montrées graphiquement dans la figure 27 ; y sont jointes les deux courbes exprimant les situations quand $m = 1$, $n = 2$, et $m = 2$, $n = 1$; log $\Delta I/I$ étant porté en fonction de log KI.

Cette représentation en coordonnées logarithmiques rend la forme de la courbe invariable, et donc indépendante des valeurs des constantes *c* et K, qui déterminent simplement la position des courbes comme un tout sur les axes respectivement horizontal et vertical. Puisque les courbes sont tracées sur la même échelle relative d'abscisses et ordonnées que les mensurations elles-mêmes du chapitre IV, il est possible à la simple inspection de s'assurer quelle est la courbe qui décrit tel groupe de données. Tout ce qui importe est de tracer les données et les courbes sur des feuilles séparées et de les examiner ensemble par transparence ; en déplaçant les données le long de la courbe et conservant toujours les axes parallèles, il est aisé de voir quelle courbe convient à tel groupe de mesures.

Pour autant que sont en jeu les données relatives à la discrimination de l'intensité, seuls les cas symétriques montrés dans les équations (10) et (11) ont besoin d'être considérés, car entre elles ces équations décrivent toutes les mesures. L'équation (10) est la courbe tracée à travers les données pour *Drosophila* dans la figure 11. L'équation (11) forme la courbe de toutes les données relatives aux abeilles dans la figure 12, à *Mya* dans la figure 13, et aux cônes de l'œil humain dans les figures 14, 15, 16 et 17. Toutes ces données du chapitre IV sont très critiques et il n'y a pas de difficulté à décider quelle courbe épouse tel groupe de mensurations. Smith (1936), qui pour éprouver ces idées-ci d'une façon critique et peut-être adverse, avait pris des mesures de la discrimination de l'intensité fovéale, a montré que ces mesures correspondent à l'équation (11) avec une extraordinaire précision.

Pour les bâtonnets de l'œil humain il n'est pas possible de décider laquelle des équations convient, parce que les données sont trop peu nombreuses ; toutes les équations conviennent également.

(*c*) Seuil instantané

En vue de comprendre la signification théorique des données de Blanchard sur le seuil instantané, il convient de se rappeler avec précision ce que les mesures représentent. Tout d'abord l'œil est exposé à une intensité lumineuse donnée jusqu'à ce qu'il y

devienne complètement adapté. A un moment spécifique, la lumière d'adaptation est éteinte. Le seuil instantané est alors la plus faible intensité lumineuse visible au premier instant d'obscurité.

Considérée en termes du mécanisme photorécepteur simplifié présenté dans la précédente section, l'effet de la lumière d'adaptation I est de mettre le système dans un état stationnaire représenté par l'équation (5). Au tout premier instant d'obscurité, avant que cet état stationnaire ait subi aucun changement, le système récepteur est exposé à l'intensité de seuil instantané I_0 qui est exactement adéquate à produire la modification photochimique nécessaire pour provoquer un effet visuel. La vitesse de cette action photochimique est

(12) $$(dx/dt)_{I_0} = k_1 I_0 (a - x)^m$$

où $(a - x)$ est la concentration de matière sensible dans l'état stationnaire, telle qu'elle est donnée par l'équation (5). Nous avons supposé en traitant de la discrimination d'intensité que pour produire un effet visuel minimum, la vitesse initiale de cette réaction photochimique est constante et égale à c'. L'équation (12) faite égale à c' donne

(13) $$I_0 = c'/k_1(a - x)^m.$$

Pour que cette expression soit utile avec une série de mesures il nous faut substituer pour $(a - x)$ la valeur de l'intensité d'adaptation correspondante I dans l'équation de l'état stationnaire (5). Pour résoudre simplement l'équation (5), il nous faut des valeurs spécifiques pour m et n. Quand $m = n = 1$, l'équation (5) produit $(a - x) = a/(1 + KI)$ qui, lorsqu'on le substitue dans (13), donne

(14) $$I_0 = c(1 + KI)$$

où $c = c'/k_1 a$. Quand $m = n = 2$, l'équation (5) produit $(a - x) = a/[1 + (KI)^{1/2}]$; après que cette valeur est introduite dans l'équation (13) nous obtenons

(15) $$I_0 = c[1 + (KI)^{1/2}]^2$$

où $c = c'/k_1 a^2$.

Les courbes qui correspondent aux équations (14) et (15) sont

transcrites figure 28 ; les deux courbes montrant la situation quand $m = 1$, $n = 2$, et $m = 2$, $n = 1$ y sont incluses aussi. Les courbes log I_0 sont construites en fonction de log KI, un procédé qui rend cette forme invariable. La forme de la relation entre les deux variables reste la même indépendamment des constantes impliquées ; les changements dans la constante c déplacent simplement la courbe tout entière le long des ordonnées, tandis que les modifications dans K la déplacent le long des abscisses.

La comparaison des courbes théoriques de la figure 28 avec les propres mesures de Blanchard dans la figure 24 (dans le chapitre VI)

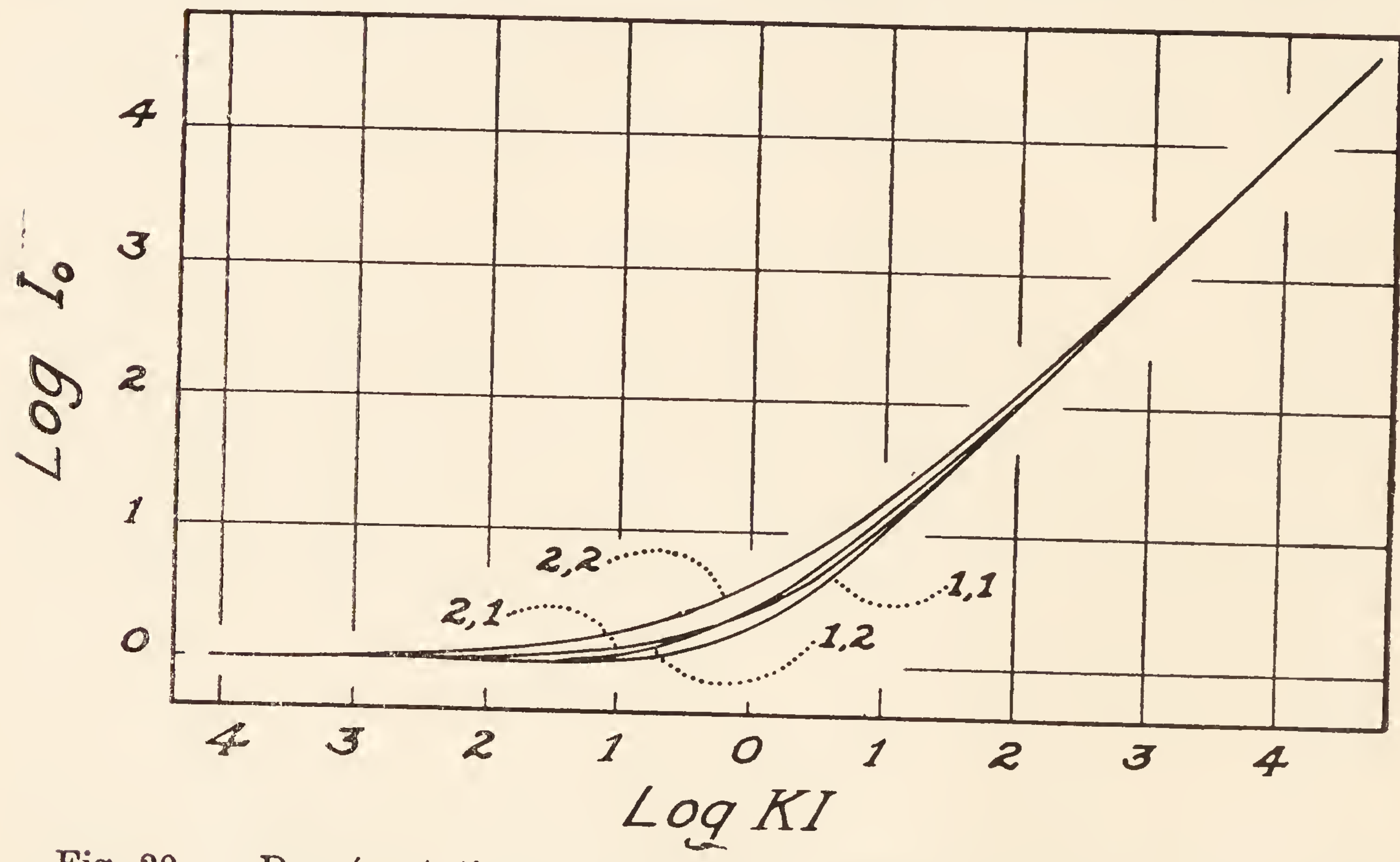


Fig. 28. — Représentation graphique de la relation théorique entre le seuil instantané I_0 et l'intensité d'adaptation I aux termes des équations (14) et (15). En outre y sont inclus les cas où $m = 2$, $n = 1$, et $m = 1$, $n = 2$. La forme des courbes est invariable, quand elles sont transcrites — comme ici — en coordonnées logarithmiques.

montre aussitôt leur similitude. Pourtant une comparaison immédiate et directe de la théorie et des données n'est pas possible parce que les mesures étaient prises d'après la pupille naturelle, laquelle varie tellement dans cette large gamme d'intensités que la relation réelle entre les mesures en est défigurée. Heureusement Blanchard note la grandeur de sa propre pupille à diverses clartés, et les indications peuvent servir à corriger les autres mesures. J'ai calculé d'après ses données l'aire de sa pupille à diverses intensités. Ces aires, je les ai ensuite corrigées pour leur efficacité relative à transmettre la lumière, d'après les déterminations de Stiles et

Crawford (1933). L'aire effective de la pupille qui résulte de ces corrections peut être employée, quand on la transcrit en regard de la lumière, comme un facteur correctif pour convertir les millilamberts, qui sont des unités lumineuses, en photons, qui sont des unités rétiniennes (Troland, 1916). Puisque le seuil instantané représente une mesure prise au premier instant après l'adaptation lumineuse, quand aucun changement dans la pupille n'a

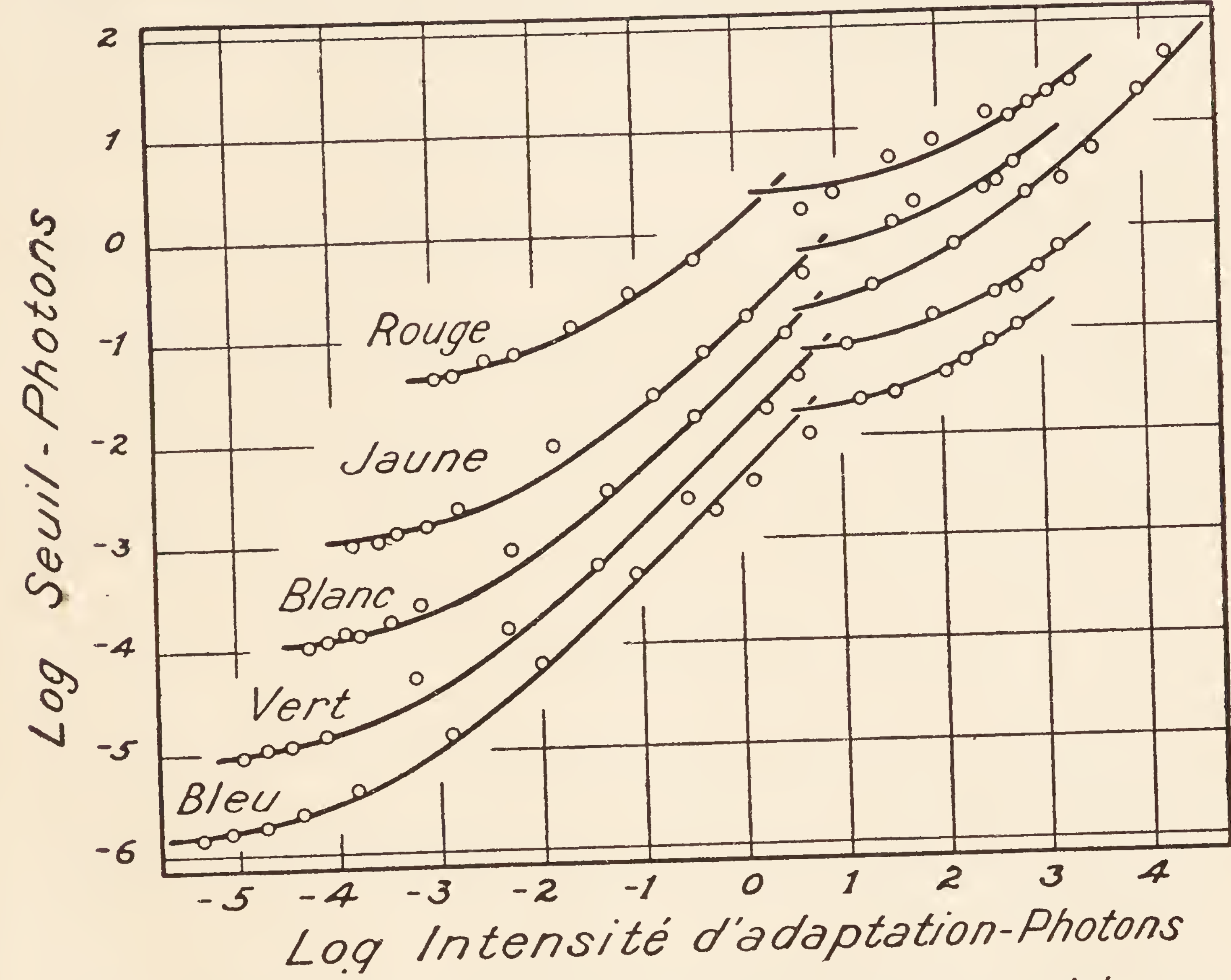


Fig. 29. — Données de Blanchard pour le seuil instantané, corrigées pour l'aire effective de la pupille. A travers les données ont été tracées les courbes théoriques de l'équation (14) correspondant à la courbe de 2,2 dans la figure 28. Les abscisses refèrent à toutes les couleurs. Les ordonnées ne concernent que les données du blanc ; celles du jaune ont été élevées de 0,5 unité log., et celles du rouge 1.0 unité log., les vertes ont été abaissées de 0,5 unité, et les bleues de 1 unité.

pu encore se faire, la même correction de l'aire pupillaire effective qui est appliquée à l'intensité d'adaptation, doit être appliquée aussi à l'intensité du seuil instantané.

Les résultats de toutes ces corrections faites aux données de Blanchard sont montrés dans la figure 29. Les sections de haute intensité, représentant la vision des cônes, contiennent trop peu de points (sauf pour le blanc) pour qu'on puisse faire choix avec

certitude, dans la figure 28, d'une courbe s'appliquant aux données. La courbe $m = n = 1$ est assez définitivement exclue ; et puisque pour la discrimination de l'intensité des cônes la courbe 2,2 donnait le meilleur ajustement, j'ai tracé cette courbe représentant l'équation (15) à travers ces données des cônes aussi. Il est visible que les mesures relatives aux cônes sont aisément décrites par la théorie. Les données relatives aux bâtonnets par les basses intensités sont très nombreuses, et suffisantes pour exclure la formule 1,1. Des autres trois possibilités, la meilleure est 2,2 ; en conséquence je l'ai tracée également à travers les données des bâtonnets.

Il faut s'occuper de ces choix d'une manière clairement préliminaire ; les données sont celles d'une seule personne et doivent être corrigées. Des mesures additionnelles faites avec une pupille fixe sont nécessaires avant qu'on puisse considérer sérieusement les valeurs spécifiques de m et n. Pourtant, les mesures sont assez bonnes pour montrer leur accord avec les expectations théoriques.

(*d*) **Acuité visuelle**

Les mesures de l'acuité visuelle dépendent de la perception d'un espace entre deux contours. A cause de la nature distincte de la rétine, cette perception requiert la présence dans l'espace en question d'un élément, ou d'un nombre donné d'éléments, qui sont stimulés en une autre proportion que les éléments voisins qui sont couverts par les deux contours. L'acuité visuelle varie avec l'intensité ; par conséquent cet espace immédiatement perceptible varie en étendue avec l'intensité, d'où il s'ensuit que le nombre constant d'éléments requis pour la perception de cet espace occupera une aire variable dépendante de l'intensité. Cette situation est concevable, et elle a, de fait, été décrite en conformité avec les données selon les termes de certaines idées concernant la variation statistique dans le seuil des éléments de la matière rétinienne (Hecht 1926 ; 1928). Ce traitement statistique de l'acuité visuelle est resté aujourd'hui en grande partie ce qu'il était quand il fut proposé ; il décrit quantitativement les données, et aucune autre explication quantitative n'a été suggérée. J'ai discuté ce sujet ailleurs (Hecht et Wald 1934) et n'ai pas à y revenir ici.

Le problème tout entier de l'acuité visuelle et de l'intensité peut aussi être considéré d'un point de vue différent, et je l'offre ici à cause de sa simplicité et de sa valeur suggestive. Deux lignes sont perçues dans leur dualité quand l'espace qui les sépare est d'une luminosité différente des lignes mêmes. Un objet est vu comme un C ou comme un O selon que l'image circulaire formée sur la rétine contient ou non une brisure dont la clarté est perceptiblement plus grande que le reste du cercle. En d'autres mots l'acuité visuelle peut être intimement reliée à la discrimination de l'intensité, une suggestion faite d'abord d'une façon un peu générale par Helmholtz (1896) et plus tard par Hartridge (1918) qui l'étudie en détail pour le cas spécial de la séparation rétinienne maximum.

La discrimination de l'intensité varie avec l'intensité prévalente, et de même l'acuité visuelle. Si ces deux fonctions sont de quelque façon reliées, elles pourraient assurer la même relation vis-à-vis de l'intensité. La discrimination de l'intensité est mesurée par la fraction $\Delta I/I$, et cette fraction décroît lorsque augmente l'intensité. L'acuité visuelle devrait en conséquence varier inversement comme $\Delta I/I$, ce qui veut dire aux termes de l'équation (9) qu'elle devrait varier directement comme une puissance de la concentration des photoproduits à l'état stationnaire. En mettant pour l'acuité visuelle $V = bI/\Delta I$, et substituant cette formule dans l'équation (9), on obtient

$$V = cx^n \qquad (16)$$

où $c = bk_2/c'$ comme constante combinée.

La résolution de cette équation en termes de valeurs spécifiques de m et n est exactement la même que pour la discrimination de l'intensité. En fait, les courbes finales tracées en coordonnées logarithmiques sont identiques à celles de la figure 27, mais le signe des ordonnées étant inversé. Au lieu de descendre les courbes montent comme le ferait leur image réfléchie, mais ont exactement la même forme.

Les données relatives à l'acuité visuelle coïncident-elles avec ces courbes et ces équations ? Il convient de rappeler que les équations s'appliquent à la rétine, et que les intensités à la rétine correspondent aux intensités extérieures seulement quand l'aire de la pupille est constante. Les mesures de la discrimination de

l'intensité étaient prises d'après une pupille constante. Les mesures de l'acuité visuelle par Koenig étaient malheureusement prises d'après la pupille naturelle, de même que la plupart des autres mensurations discutées au chapitre VII. Une fois, j'ai corrigé les mesures de Koenig (Hecht 1928) selon les termes des données pupillaires de Reeves (1918). Depuis, Stiles et Crawford (1933) ont montré que la pupille n'est pas productrice d'un effet propor-

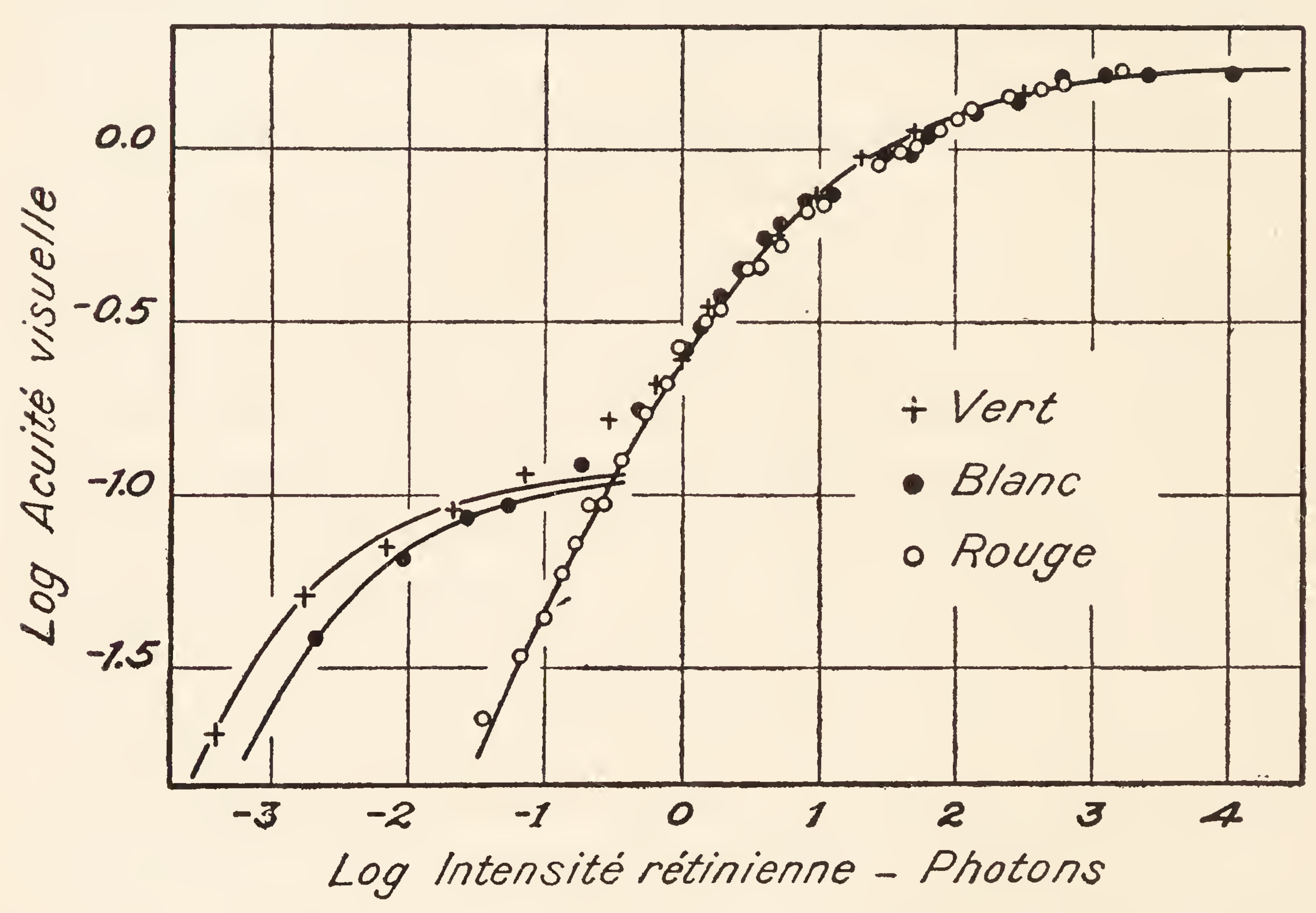


Fig. 30. — Relation entre l'acuité visuelle et la luminosité rétinienne. Les données originales viennent de Koenig (1897) et se trouvent dans la figure 25. Pour la facilité, on a pris les moyennes par groupes de 5. Les intensités ont ensuite été converties en millilamberts et multipliées : par l'aire pupillaire moyenne correspondante, en employant les données de Reeves (1918) ; par le facteur d'efficacité pupillaire, d'après les données de Stiles et Crawford (1933) ; et par $10/\pi$ pour les convertir en photons effectifs. La courbe à travers la portion des cônes est la courbe de 2,2 (la tête en bas) qui vient de la figure 27, tandis que celles à travers les portions relatives aux bâtonnets à faible intensité sont les courbes de 2, 1 (également retournées).

tionnel à son aire quand elle transmet la lumière, et une efficience supplémentaire doit être ajoutée.

Les mesures originales de la figure 25 ont été réduites à une moyenne par groupes de cinq, corrigées pour l'aire pupillaire d'après la moyenne de Reeves, pour l'efficience pupillaire d'après Stiles et Crawford, et sont à présent réunies dans la figure 30. A travers leur portion commune relative aux cônes par grande intensité,

la courbe 2, 2 de la figure 27 a été tracée (la tête en bas, bien entendu). C'est la seule des quatre courbes qui approche des données. La coïncidence n'est pas aussi bonne qu'on la voudrait ; et la raison, comme nous l'ont appris les mesures faites dans notre laboratoire par le Dr Simon Shlaer, en est que les mesures de Koenig pour les cônes n'étaient pas restreintes à un seul lieu rétinien : la basse portion des cônes est parafovéale tandis que la supérieure est fovéale. Shlaer trouve que quand les mesures sont délibérément restreintes à la fovéa, la correspondance entre les données et l'équation 2,2 est presque parfaite.

Les portions à bâtonnets des données relatives au blanc et au vert ne coïncident définitivement pas avec les courbes de 1,1 ou 1,2. Elles correspondent aux 2,2 et 2,1 : Les données ne sont pas assez critiques pour choisir. La courbe tracée au travers d'elles est en fait celle de 2,1, pour des raisons qui deviendront bientôt apparentes.

(*e*) Papillonnement

La stimulation intermittente par la lumière est intéressante parce qu'elle pose une question supplémentaire au système récepteur très simple suggéré au début de cette section. La discrimination de l'intensité, le seuil instantané et l'acuité visuelle ont été en rapport seulement avec l'état stationnaire des réactions primaires lumineuse et obscure. Le papillonnement implique en outre la réaction obscure secondaire qui les suit.

Sous l'influence de la lumière, les deux réactions primaires se produisent, et la vitesse de leur réaction combinée est donnée par l'équation (4) dérivée antérieurement. Dans l'absence de lumière, la réaction primaire obscure se produit seule, et l'équation

$$(17) \qquad -(dx/dt)_{obscurité} = k_2 x^n$$

donne la vitesse à laquelle se forme la matière photosensible. Dans une lumière intermittente, ces deux situations alternent rapidement et forment un état constant dans lequel ce que la période lumineuse a décomposé se régénère pendant la période obscure. Puisque les périodes de lumière et d'obscurité dans toutes les me-

sures du chapitre V sont égales, les vitesses le seront aussi. En faisant l'équation (4) égale à (17) et en résolvant, on obtient

$$(18) \qquad KI/2 = x^n/(a - x)^m$$

qui, sauf pour le nombre 2, est identique à l'équation de l'état stationnaire (5). Ceci est la base de la loi de Talbot (Talbot 1834 ; Hecht et Wolf 1932 ; Arnold et Winsor 1934). Le nombre 2 dans le dénominateur dépend de l'égalité des périodes obscures et lumineuses ; le nombre à employer dans tout autre rapport de périodes est toujours l'inverse de la fraction lumineuse du cycle total.

L'effet de la lumière sur la matière photosensible est prolongé par la réaction obscure secondaire subie par les photoproduits. Selon l'équation (18) la concentration de ces photoproduits est x ; par conséquent la vitesse de la réaction secondaire obscure est

$$(19) \qquad (\Delta x / \Delta t)_{secondaire} = k_3 x$$

où k_3 est une constante de la vitesse. Pour la disparition critique du papillonnement supposons que $\Delta x = c'$; c'est-à-dire, que le changement Δx en concentration dans le temps obscur Δt est juste trop petit pour causer la modification physiologique correspondant à un changement dans la sensation de clarté. De même que dans la discrimination de l'intensité, ceci peut signifier un changement dans la fréquence de décharge de la cellule (Adrian et Matthews 1927 ; Hartline 1934). La fréquence critique de fusion est f cycles de lumière et d'obscurité par seconde ; ainsi $f = 1/2\Delta t$. Substituant ces valeurs de Δx et de Δt dans l'équation (19) nous obtenons

$$(20) \qquad f = cx$$

où $c = k_2/2c'$. En d'autres mots, la fréquence critique de fusion est directement proportionnelle à la concentration telle qu'elle figure dans l'équation (18).

Les quatre plus simples variétés de l'équation (18) sont montrées figure 31. Il est visible que la valeur de n détermine l'inclinaison du membre ascendant des courbes, tandis que celle de m règle la courbure de la région qui joint le membre ascendant à l'horizontal.

L'examen des données des figures 21 et 23 montre que la courbe des bâtonnets a toujours deux fois l'inclinaison de celle des cônes.

Ceci détermine la valeur de n dans les deux cas ; $n = 1$ pour les bâtonnets, et $n = 2$ pour les cônes. La courbe qui coïncide le mieux avec les données des cônes a toujours $m = 2$, et $n = 2$, comme nous venons de le trouver aussi pour la discrimination de l'intensité et pour l'acuité visuelle. Les bâtonnets, pourtant, sont quelque peu variables en regard de la valeur de m. Ceci est illustré par la figure 32, qui contient seulement les mesures relatives à deux individus (Hecht et Smith 1936) avec un champ de 19° et la lumière blanche. Cette figure montre combien sont adéquates et reproductibles les données, spécialement en relation avec

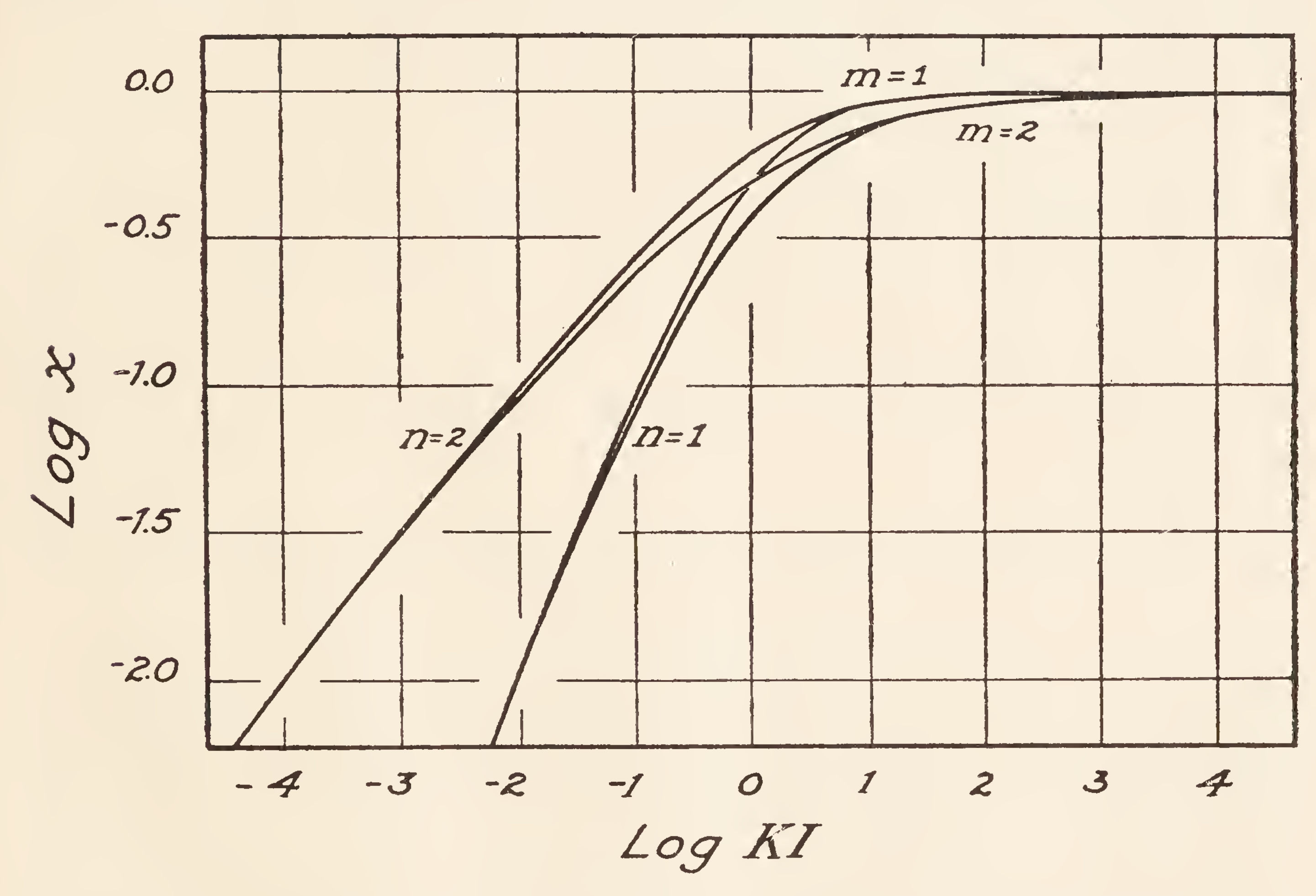


Fig. 31. — L'équation de l'état stationnaire (18) transcrite quand m et n sont respectivement 1 et 2. A cause de la représentation logarithmique, la forme des courbes reste constante sans tenir compte de la valeur de K et de a.

les courbes théoriques, et indique aussi la variabilité systématique des mesures relatives aux bâtonnets. Sur six épreuves, quatre données des bâtonnets sont décrites adéquatement par l'équation (18), seulement quand $m = 2$; tandis que les deux autres sont mieux décrites par $m = 1$. Les mesures relatives aux bâtonnets (Hecht et Verrijp 1933 *b*) sont aussi beaucoup mieux décrites quand $m = 1$. La figure 31 montre que quand $m = 2$, $n = 1$, la courbure est plus graduelle ; tandis que quand $m = 1$, $n = 1$, la transition entre le membre ascendant et le plateau est plus abrupte. Et le plateau lui-même continue aussi à s'élever lé-

gèrement dans la courbe 2,1, tandis qu'il s'aplatit très rapidement dans la courbe 1,1.

Si ces différences réprésentent vraiment des variations quotidiennes dans l'état de la vision par les bâtonnets, il est difficile de le dire. La constance avec laquelle apparaît soit l'un, soit l'autre

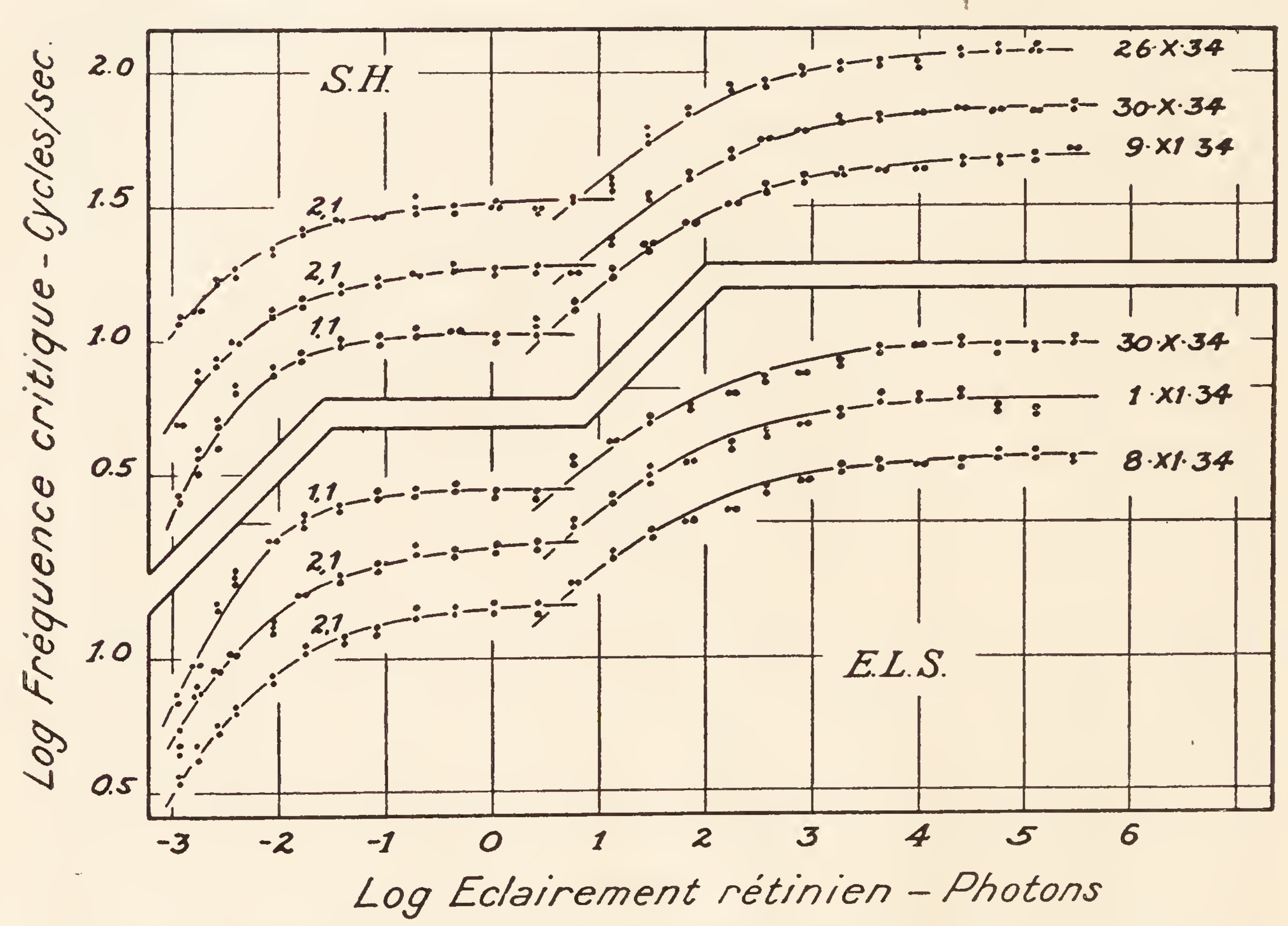


Fig. 32. — Les mesures du papillonnement telles qu'elles sont prises au cours d'une seule séance chez un seul individu (Hecht et Smith, 1936). Pour la facilité les séances séparées (datées à droite) ont été espacées l'une de l'autre de 0,2 unité log. sur l'axe vertical ; les valeurs de l'échelle des ordonnées s'appliquent seulement à la séance indiquée au plus haut pour chaque sujet examiné. Les nombres joints aux courbes des bâtonnets indiquent les valeurs de m et de n dans l'équation (18) employée en les traçant. La courbe à travers les portions relatives aux cônes vient toujours de $m = n = 2$.

type de courbes, est cependant impressionnante pour nous qui les avons surveillés pendant bien des mois.

(*f*) Autres fonctions

Il serait surprenant que toutes les données fondamentales de la vision et de la photoréception pussent être décrites quantitativement dans les termes d'un système d'idées et d'équations aussi simple que celui employé pour les quatre fonctions discutées dans

ce chapitre. Il est vrai que les données de plusieurs autres propriétés se sont aussi adaptées à ce mécanisme (Hecht 1934 *a*). Mais très probablement il ne sera pas possible d'ajuster toutes les données dans un système aussi simple, parce que les réactions sont sûrement plus élaborées que je ne l'ai supposé.

La réaction lumineuse primaire est probablement assez simple, comme le sont maintes réactions photochimiques primaires ; mais même avec le pourpre visuel, des travaux récents et soigneux montrent des complications, telles que la dépendance sur *p*H (Chase 1936), et une décoloration postérieure obscure (Hosoya 1933). La réaction primaire obscure, implique probablement aussi plus que le retour direct des photoproduits à leur nature de matière sensible, puisque Wald (1935 *b*) a confirmé l'idée de Kuehne que le pourpre visuel peut se composer de deux manières : en soi-même, et par l'adjonction de matière nouvelle ; et qu'il a montré (Wald et Clark 1936) que l'adaptation au noir met ceci en évidence sous certaines conditions.

La chose importante au sujet de l'équation de l'état stationnaire (5) est que, en dépit de la simplicité de sa dérivation, elle décrit les données qui la concernent avec une excellente précision, montrant que fondamentalement sa simplicité est de bon aloi et que, dans l'ensemble, les idées qu'elle implique sont essentielles dans l'opération photoréceptrice. Naturellement, des complications se sont présentées. Nous espérons bientôt publier de nouvelles mesures de l'adaptation à l'obscurité (Hecht et Haig 1936) qui peuvent s'ajuster théoriquement au moyen d'un traitement légèrement plus élaboré. Pourtant, quelles que soient les complications, les équations qui les décrivent doivent se réduire à l'équation de l'état stationnaire (5), puisque celle-ci décrit les données courantes relatives à la discrimination de l'intensité, au seuil instantané, à l'acuité visuelle, et au papillonnement. Quoique ce soit qui vienne s'y joindre, il servira seulement à définir d'une façon plus explicite la nature de l'opération photoréceptrice.

BIBLIOGRAPHIE

Abney, W. de W., et Festing, E. R., Colour Photometry. *Proc. Roy. Soc. London*, 1891, **50**, 371.

Abney, W. de W., et Festing, E. R., Colour Photometry, III. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 1893, **183**, A, 531.

Adams, D., Dark adaptation (a review of the literature). *Great Britain Med. Research Council, Special Rep. Series*, N° 127, 1929.

Adrian, E. D., et Matthews, R., The action of light on the eye : II. Processes involved in retinal excitation. *J. Physiol.*, 1927, **64**, 279.

Allen, F., The persistence of vision of colours of varying intensity. *Phil. Mag.*, 1919, **38**, 81.

Allen, F., The variation of visual sensory reflex action with intensity of stimulation. *J. Opt. Soc. America*, 1926, **13**, 383.

Arey, L. B., The occurrence and the significance of photomechanical changes in the vertebrate retina—an historical survey. *J. Comp. Neurol.*, 1915, **25**, 535.

Arnold, W., et Winsor, C. P., On the theoretical significance of Talbot's law. *J. Gen. Physiol.*, 1934, **18**, 97.

Aubert, H., Physiologie der Netzhaut. Breslau, Morgenstern, E., 1865, pp. 394.

Bauer, V., Ueber das Farbenunterscheidungsvermögen der Fische. *Arch. ges. Physiol.*, 1910, **133**, 7 ; 1911, **137**, 622.

Bayliss, L. E., Lythgoe, R. J., et Tansley, K., Some new forms of visual purple found in sea fishes with a note on the visual cells of origin. *Proc. Roy. Soc. London*, Series B, 1936, **20**, 95.

Becking, L. G. M. Baas, et Koning, H. C., Preliminary studies on the chlorophyll spectrum. *Proc. k. Akad. Wetensch. Amsterdam*, 1934, **37**, 674.

Blanchard, J., The brightness sensibility of the retina. *Phys. Rev.*, 1918, **11**, 81.

Boll, F., Zur Anatomie und Physiologie der Retina. *Monatsber. Berlin. Akad.*, 1876, 783.

Bouguer, P., Traité d'optique sur la gradation de la lumière. Paris, 1760.

Brown, R. H., The dim visibility curve of the rabbit. *J. Gen. Psychol.*, 1936, **14**, 62.

Chaffee, E. L., et Hampson, A., Effects of varying the wavelength of the stimulating light upon the electrical response of the retina. *J. Opt. Soc. America*, 1924, **9**, 1.

Charpentier, A., Le sens de la lumière et le sens des couleurs. *Arch. Ophth.*, Paris, 1880, **1**, 48.

Chase, A. M., Anomalies in the absorption spectrum and bleaching kinetics of visual purple. *J. Gen. Physiol.*, 1936, **19**, 577.

Clark, L. B., The visual acuity of the fiddler-crab, *Uca pugnax. J. Gen. Physiol.*, 1935, **19**, 311.

Coblentz, W. W., et Emerson, W. B., Relative sensibility of the average eye to light of different colours and some practical applications to radiation problems. *Bureau Standards Bull.*, 1918, **14**, 167.

Cohn, H., Untersuchungen über die Sehschärfe bei abnehmender Beleuchtung. *Arch. Augenheilk.*, 1883, **13**, 223.

Detwiler, S. R., The effect of light on the retina of the tortoise and the lizard. *J. Exp. Zool.*, 1916, **20**, 165.

Dieter, W., Ueber das Purkinjesche Phänomen im stäbchenfreien Bezirk der Netzhaut. *Arch. Ophth.*, Leipzig, 1924, **113**, 141.

Dieter, W., Untersuchungen zur Duplizitätstheorie. III. Die angeborene, familiärerbliche, stationäre (idiopathische) Hemeralopie. *Arch. ges. Physiol.*, 1929, **222**, 381.

Dittler, R., et Koike, I., Ueber die Adaptationsfähigkeit der Fovea centralis. *Z. Sinnesphysiol.*, 1912, **46**, 166.

Donders, F. C., Neue Untersuchungen über Farbensysteme. *Onderzoek. Physiol. Lab. Hoogesch. Utrecht*, 1882, **7**, (3), 95.

Dove, H. W., Ueber den Einfluss der Helligkeit einer weissen Beleuchtung auf die relative Intensität verschiedener Farben. *Ann. Phys. u. Chemie*, Leipzig, 1852, **85**, 397.

Ebert, H., Ueber den Einfluss der Schwellenwerthe der Lichtempfindung auf den Charakter der Spectra. *Ann. Phys. u. Chemie*, Leipzig, 1888, **33**, 136.

Emsmann, H., Ueber die Dauer des Lichteindrucks. *Ann. Phys. u. Chemie*, Leipzig, 1854, **91**, 611.

Erlanger, J., et Gasser, H. S., Analysis of the action potential in nerve. *The Harvey Lectures*, Series 22, 1926-27, pp. 90.

Fechner, G. T., Elemente der Psychophysik. Leipzig, 1860.

Ferree, C. E., et Rand, G., The effect of intensity of illumination on the acuity of the normal eye and eyes slightly defective as to refraction. *Am. J. Psychol.*, 1923, **34**, 244.

Ferry, E. S., Persistence of vision. *Am. J. Sc.*, Series 3, 1892, **44**, 192.

Forbes, W. T. M., A quantitative consideration of the Purkinje phenomenon. *Am. J. Psychol.*, 1929, **41**, 517.

Fraunhofer, J., Bestimmung des Brechungs- und Farbenzerstreuungs-Vermögens verschiedener Glasarten. *Denkschrift der bayrischen Akad.*, Munich, 1814-15, **5**, 193.

Fridericia, L. S., et Holm, E., Exprimental contribution to the study of the relation between night blindness and malnutrition. Influence of deficiency of fat-soluble A-vitamin in the diet on the visual purple in the eyes of rats. *Am. J. Physiol.*, 1925, **73**, 63.

Von Frisch, K., Farbensinn der Fische und Duplizitätstheorie. *Z. vergleich. Physiol.*, 1925, **2**, 393.

Garten, S., Ueber die Veränderungen des Sehpurpurs durch Licht. *Arch. Ophth.*, Leipzig, 1906, **63**, 1.

Garten, S., Die Veränderungen der Netzhaut durch Licht. In Graefe-Saemisch, Handb. d. Gesamten Augenheilk., 2e édition, Berlin, 1907, **3**, chapitre 12, suppl., Leipzig, Engelmann, pp. 1.

Geldard, F. A., The description of a case of total colour blindness. *J. Opt. Soc. America*, 1933, **23**, 256.

Gibson, K. S., et Tyndall, E. P. T., The visibility of radiant energy. *Bureau Standards Scient. Papers*, 1923, **19**, 131.

Graham, C. H., An investigation of binocular summation : I. The fovea. *J. Gen. Psychol.*, 1930, **3**, 494.

Graham, C. H., et Riggs, L. A., The visibility curve of the white rat as determined by the electrical retinal response to lights of different wave-lenghts *J. Gen. Psychol.*, 1935, **12**, 279.

Granit, R., Die Elektrophysiologie der Netzhaut und der Sehnerven. *Acta Ophth.*, 1936, **14**, Suppl. 8, 98 pp.

Granit, R., et Harper, P., Comparative studies on the peripheral and central retina. II. Synaptic reactions in the eye. *Am. J. Physiol.*, 1930, **95**, 211.

Gross, K., Weitere Untersuchungen über das Purkinjesche Phänomen. *Z. Sinnesphysiol.*, 1928, **59**, 215.

Grünbaum, O. F. F., On intermittent stimulation of the retina, Part II. *J. Physiol.*, 1898, **22**, 433.

Grundfest, H., The sensibility of the sunfish, *Lepomis*, to monochromatic radiation of low intensities. *J. Gen. Physiol.*, 1932 *a*, **15**, 307.

Grundfest, H., The spectral sensibility of the sun-fish as evidence for a double visual system. *J. Gen. Physiol.*, 1932 *b*, **15**, 507.

Guild, J., Report of a Joint Discussion on Vision. *Phys. Soc., London*, 1932, 167.

Hartline, H. K. Intensity and duration in the excitation of single photoreceptor units. *J. Cell. and Comp. Physiol.*, 1934, **5**, 229.

Hartridge, H., Chromatic aberration and resolving power of the eye. *J. Physiol.*, 1918, **52**, 175.

Hecht, S., The photic sensitivity of *Ciona intestinalis*. *J. Gen. Physiol.*, 1918. **1**, 147.

— Sensory equilibrium and dark adaptation in *Mya arenaria*. *J. Gen. Physiol.*, 1919, **1**, 545.

— Photochemistry of Visual Purple. I. The kinetics of the decomposition of visual purple by light. *J. Gen. Physiol.*, 1920 *a*, **3**, 1.

— Photochemistry of Visual Purple. II. The effect of temperature on the bleaching of visual purple by light. *J. Gen. Physiol.*, 1920 *b*, **3**, 285.

— The nature of foveal dark adaptation. *J. Gen. Physiol.*, 1921, **4**, 113.

— Photochemistry of Visual Purple. III. The relation between the intensity of light and the rate of bleaching of visual purple. *J. Gen. Physiol.*, 1924 *a*, **6**, 731.

— The visual discrimination of intensity and the Weber-Fechner Law. *J. Gen. Physiol.*, 1924, *b*, **7**, 235.

— Intensity discrimination and the stationary state. *J. Gen. Physiol.*, 1924 *c*, **6**, 355.

— A quantitative basis for visual acuity and intensity discrimination. *Skand. Arch. Physiol.*, 1926, **49**, 146.

— The relation between visual acuity and illumination. *J. Gen. Physiol.*, 1928, **11**, 255.

— The development of Thomas Young's theory of colour vision. *J. Opt. Soc. America*, 1930, **20**, 231.

— The interrelation of various aspects of colour vision. *J. Opt. Soc. America*, 1931, **21**, 615.

— A quantitative formulation of colour-vision. Physical and Optical Societies Report of a Joint Discussion on Vision, Cambridge, University Press, 1932.

— Vision : II. The nature of the photoreceptor process. In Murchison, C., A Handbook of General Experimental Psychology, Worcester, Clark University Press, 1934 *a*, 704.

— A theoretical basis for intensity discrimination in vision. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, 1934 *b*, **20**, 644.

— A theory of visual intensity discrimination. *J. Gen. Physiol.*, 1935, **18**, 767.

— Intensity discrimination and its relation to the adaptation of the eye. *J. Physiol.*, 1936, **86**, 15.

Hecht, S., et Chase, A M., Anomalies in the absorption spectrum of visual purple. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, 1934, **20**, 238.

Hecht, S., Chase, A. M., Shlaer, S., et Haig, C., The regeneration of visual purple in solution. *Science*, 1936, **84**, 331.

Hecht, S., et Haig, C., Dark adaptation as influenced by intensity of light adaptation. *J. Opt. Soc. America*, 1936, **26**, 304.

Hecht, S., Haig, C., et Wald, G., The dark adaptation of retinal fields of different size and location. *J. Gen. Physiol.*, 1935, **19**, 321.

Hecht, S., et Shlaer, S., Critical fusion frequency in different spectral regions. *J. Opt. Soc. America*, 1935, **25**, 199.

— Intermittent Stimulation by Light. V. The relation between intensity and critical frequency for different parts of the spectrum. *J. Gen. Physiol.*, 1936, **19**, 965.

Hecht, S., et Smith, E. L., Area and critical fusion frequency of flicker. *J. Opt. Soc. America*, 1935, **25**, 199.

— Intermittent Stimulation by Light. VI. Area and the relation between critical frequency and intensity. *J. Gen. Physiol.*, 1936, **19**, 979.

Hecht, S., et Verrijp, C. D., The influence of intensity, colour, and retinal location on the fusion frequency of intermittent illumination. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, 1933 *a*, **19**, 522.

— Intermittent Stimulation by Light. III. The relation between intensity and critical fusion frequency for different retinal locations. *J. Gen. Physiol.*, 1933 *b*, **17**, 251.

Hecht, S., et Wald, G., The visual acuity and intensity discrimination of *Drosophila*. *J. Gen. Physiol.*, 1934, **17**, 517.

Hecht, S., et Williams, R. E., The visibility of monochromatic radiation and the absorption spectrum of visual purple. *J. Gen. Physiol.*, 1922, **5**, 1.

Hecht, S., et Wolf, E., The visual acuity of the honey bee. *J. Gen. Physiol.*, 1929, **12**, 727.

— Intermittent Stimulation by Light. I. The validity of Talbot's law for *Mya*. *J. Gen. Physiol.*, 1932, **15**, 369.

Heinrichsdorff, P., Die Störungen der Adaptation und des Gesichtsfeldes bei Hemeralopie. *Arch. Ophth.*, Leipzig, 1905, **60**, 405.

Helmholtz, H., Handbuch der physiologischen Optik. Hamburg et Leipzig, 1re édition, Voss, 1866, pp. xiv + 433.

Helmholtz, H., Versuch das psychophysische Gesetz auf die Farbenunterschiede trichromatischer Augen anzuwenden. *Z. Sinnesphysiol.*, 1891, **3**, 517.

— Handbuch der physiologischen Optik. Hamburg et Leipzig, 2e édition, Voss, 1896, pp. xix + 1335.

Henri, V., et Larguier des Bancels, J., Photochimie de la rétine. *J. Physiol. et path. Gen.*, 1911, **13**, 841.

Hering, E., Untersuchung eines total Farbenblinden. *Arch. ges. Physiol.*, 1891, **49**, 563.

— Das Purkinjesche Phänomen im zentralen Bezirke des Sehfeldes. *Arch. Ophth.*, Leipzig, 1915, **90**, 1.

Hertzsprung, E., Eine Annäherungsformel für die Abhängigkeit zwischen Beleuchtungshelligkeit und Unterschiedsempfindlichkeit des Auges. *Z. wissensch. Photographie*, 1905, **3**, 469.

Hess, C., Farbenlehre. *Ergebn. Physiol.*, 1922, **20**, 1.

Hillebrand, F., Ueber die spezifische Helligkeit der Farben. *Sitzungsber. k. Akad. Weiss. Wien, Math.-Naturw. Kl.*, Abt. 3, 1389, **98**, 70.

Himstedt, F., et Nagel, W. A., Die Verteilung der Reizwerte für die Froschnetzhaut im Dispersionsspektrum des Gaslichtes, mittels der Ationsströme untersucht. *Ber. d. Naturw. Gesellsch. zu Freiberg i. Br.*, 1900, **11**, 153.

Holm, E., Demonstration of hemeralopia in rats nourished on food devoid of fat-soluble-A-vitamin. *Am. J. Physiol.*, 1925, **73**, 79.

Hosoya, Y., Absorptionsspektrum des Sehpurpurs und des Sehgelb. « Nachbleichung des Sehgelb im Dunkeln ». *Arch. ges. Physiol.*, 1933, **233**, 57.

Hosoya, Y., et Bayerl, V., Spektrale Absorption des Sehpurpurs vor und nach der Belichtung. *Arch. ges. Physiol.*, 1933, **231**, 563.

Houstoun, R. A., New observations on the Weber-Fechner Law. Report of a Joint Discussion on Vision, Physical Society of London, Cambridge, The University Press, 1932, 167.

Hyde, E. P., Forsythe, W. E., et Cady, F. E., The visibility of radiation. *J. Franklin Institute*, 1918, **185**, 829.

Inouye, N., et Oinuma, S., Untersuchung der Dunkeladaptation des einen Auges mit Hilfe des Helladaptierten andern. *Arch. Ophth.*, Leipzig, 1911, **79**, 145.

Ives, H. E., Studies in the photometry of lights of different colours. II. Spectral luminosity curves by the method of critical frequency. *Phil. Mag.*, 1912 *a*, **24**, 352.

— Studies in the photometry of lights of different coulours. V. The spectral luminosity curve of the average eye. *Phil. Mag.*, 1912 *b*, **24**, 853.

Kennelly, A. E., et Whiting, S. E., The frequencies of flicker at which variations in illumination vanish. *Nat. Electr. Light. Assn. Convention*, 1907, **1**, 327.

Klein, N. T., Sur l'influence de l'éclairage sur l'acuité visuelle. Paris, 1873.

Kœnig, A., Ueber den menschlichen Sehpurpur und seine Bedeutung für das Sehen. *Sitzungsber. Akad. Wissensch.*, Berlin, 1894, 577.

— Die Abhängigkeit der Sehschärfe von der Beleuchtungsintensität. *Sitzungsber. Akad. Wissensch.*, Berlin, 1897, 559.

Kœnig, A., et Brodhun, E., Experimentelle Untersuchungen über die psychophysische Fundamentalformel in Bezug auf den Gesichtssinn. *Sitzungsber. Akad. Wissensch.*, Berlin, 1888, 917.

— Experimentelle Untersuchungen über die psychophysische Fundamentalformel in Bezug auf den Gesichtssinn. *Zweite Mittheilung, Sitzungsber. Akad. Wissensch.*, Berlin, 1889, 641.

Koenig, A., et Dieterici, C., Die Grundempfindungen und ihre Intensitätsverteilung im Spektrum. *Sitzungsber. Akad. Wissensch.*, Berlin, 1886, 805.

— Die Grundempfindungen in normalen und anormalen Farbensystemen und ihre Intensitätsverteilung im Spektrum. *Z. Psychol. und Physiol. Sinnesorgane* 1892, **4**, 241.

Koenig, A., et Ritter, R., Ueber den Helligkeitswerteb der Spektralfarben bei verschiedener absoluter Intensität. *Z. Psychol. und Physiol. Sinnesorgane*, 1891, **7**, 309.

Koettgen, E., et Abelsdorff, G., Absorption und Zersetzung des Sehpurpurs bei den Wirbeltieren. *Z. Psychol. und Physiol. Sinnesorgane*, 1896, **12**, 161.

Kohlrausch, A., Untersuchungen mit farbigen Schwellenprüflichtern über den Dunkeladaptationsverlauf des normalen Auges. *Arch. ges. Physiol.*, 1922, **196**, 113.

— Zur Photometrie verschiedenfarbiger Lichtquellen. Licht und Lampe, Berlin, Dezember, 1923.

— Elektrische Erscheinungen am Auge. Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, éd. par by Bethe, A., Bergman, G. v., Embden, G. et Ellinger, A., Berlin, J. Springer, 1931 *a*, **12**, pt. 2, 1394.

— Tagessehen, Dämmersehen, Adaptation. Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, éd. par Bethe, A., Bergman, G. v., Embden, G., et Ellinger, A., Berlin, J. Springer, 1931 *b*, **12**, pt. 2, 1499.

Von Kries, J., Ueber die Funktion der Netzhautstäbchen. *Z. Psychol. und Physiol. Sinnesorgane*, 1895, **9**, 81.

— Zur Theorie des Tages- und Dämmerungssehens. Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, éd. par Bethe, A., Bergman, G. v., Embden, G. et Ellinger, A., Berlin, J. Springer, 1929, **13**, 678.

Von Kries, J., et Nagel, W., Ueber den Einfluss von Lichtstärke und Adaptation auf das Sehen des Dichromaten (Grünblinden). *Z. Psychol. und Physiol. Sinnesorgane*, 1896, **12**, 1.

Kuehne, W., Chemische Vorgänge in der Netzhaut. Handbuch der Physiologie, éd. par Hermann, L., Leipzig, F. C. W. Vogel, 1879, **3**, pt. 1, 235.

Kundt, A., Ueber den Einfluss der Lösungsmittels auf die Absorptionsspectra gelöster absorbirender Medien. *Ann. Phys. u. Chem.*, 1878, **4**, 34.

Langley, J. N., On the union of cranial antonomic (visceral) fibers with the nerve cells of the superior cervical ganglion. *J. Physiol.*, 1898, **23**, 240.

Langley, S. P., Energy and vision. *Am. J. Sc.*, 1888, **36**, 359.

Lashley, K. S., The mechanism of vision. V. The structure and image-forming power of the rat's eye. *J. Comp. Psychol.*, 1932, **13**, 173.

Laurens, H., Studies on the relative physiological value of spectral lights. IV. The visibility of radiant energy. *Am. J. Physiol.*, 1924, **67**, 348.

Lohner, L., Die Sehschärfe des Menschen und ihre Prüfung. Leipzig u. Wien., 1912.

Lowry, E. M., The photometric sensibility of the eye and the precision of photometric observations. *J. Opt. Soc. America*, 1931, **21**, 132.

Luckiesh, M., On the growth and decay of color sensations in flicker photometry. *Phys. Rev.*, 1914, **4**, 1.

Lythgoe, R. J., The measurements of visual acuity. *Great Britain Med. Research Council, Special Rep. Series*, n° 173, 1932.

Lythgoe, R. J., et Tansley, K., The adaptation of the eye : its relation to the critical frequency of flicker. *Great Britain Med. Research Council, Special Rep. Series*, n° 134, 1929.

Matthews, B. H. C., Specific nerve impulses. *J. Physiol.*, 1929, **67**, 169.

May, B., Ein Fall totaler Farbenblindheit. *Z. Sinnesphysiol.*, 1907, **42**, 69.

Mayer, T., Experimenta circa visus aciem. Commentarii Societates Goettingensis, 1754, 97.

Messmer, O., Ueber die Dunkeladaptation bei Hemeralopie. *Z. Sinnesphysiol.*, 1908, **42**, 83.

Muller, H. K., Ueber den Einfluss verschieden langer Vorbelichtung auf die Dunkeladaptation und auf die Fehlergrösse der Schwellenreizbestimmung während der Dunkelanpassung. *Arch. Ophth.*, Berlin, 1931, **125**, 624.

— Die Theorien der Adaptation. *Kurzes Handbuch der Ophth.*, 1932, **2**, 366.

Muller, J., Handbuch der Physiologie des Menschen. Coblenz, Hölscher, 1840, pp. vi + 782.

Nagel, W., Adaptation, Dämmerungsssehen und Duplizitästheorie. *Handbuch der physiologischen Optik* by H. Helmholtz, Hamburg, Voss, 1911, **2**, 264.

Nagel, W., et Schaefer, K. L., Ueber das Verhalten der Netzhautzapfen bei Dunkeladaptation des Auges. *Z. Psychol. und Physiol. Sinnesorgane*, 1904, **34**, 271.

Nichols, E. L., On the duration of color impressions upon the retina. *Am. J. Sc.*, series 3, 1884, **28**, 243.

Nutting, P. G., Report of Standards Committee on Visual Sensitometry. *J. Opt. Soc. America*, 1920, **4**, 55.

Osterberg, G., Topography of the layer of rods and cones in the human retina. *Acta Ophth.*, Copenhagen, 1935, suppl. 6, pp. 106.

Parinaud, H., L'héméralopie et les fonctions du pourpre visuel. *Compt. rend. Acad. Sc.*, 1881, **93**, 286.

— De l'intensité lumineuse des couleurs spectrales ; influence de l'adaptation rétinienne. *Compt. rend. Acad. Sc.*, 1884, **99**, 937.

— La Vision. Paris, Octave Doin, 1898, pp. viii + 218.

Parsons, J. H., The perception of a luminous point, Part II. *Rep. Roy. London Ophth. Hosp.*, 1914, **19**, 104.

Pfluger, A., Ueber die Farbenempfindlichkeit des Auges. *Ann. Phys.*, 1902, **9**, 185.

Piper, H., Ueber Dunkeladaptation. *Z. Psychol. und Physiol. Sinnesorgane*, 1903, **31**, 161.

— Das elektromotorische Verhalten der Retina bei Eledone moschata. *Arch. Anat. u. Physiol.*, 1904, 453.

— Untersuchungen über das elektromotorische Verhalten der Netzhaut bei Warmblütern. *Arch. Anat. u. Physiol.*, 1905 *a*, Suppl., 133.

— Beobachtungen an einem Fall von totaler Farbenblindheit des Netzhautsentrums in einem und von Violettblindheit des anderen Auges. *Z. Sinnesphysiol.*, 1905 *b*, **38**, 155.

Plateau, J., Dissertation sur quelques propriétés des impressions produites par la lumière sur l'organe de la vue. Liége, Dessain, 1829.

Porter, T. C., Contribution to the study of flicker. II. *Proc. Roy. Soc. London*, 1902, **70**, 313.

Posch, A., Uber Sehschärfe und Beleuchtung. *Arch. Augen und Ohrenheilk.*, 1876, **5**, 14.

Purkinje, J. E., Zur Physiologie der Sinne, 1825, **2**, 109.

Putter, A., Studien zur Theorie der Reizvorgänge ! I-IV. *Arch. ges. Physiol.*, 1918, **171**, 201.

Reeves, P., Rate of pupillary dilation and contraction. *Psychol. Rev.*, 1918, **25**, 330.

Rice, D. E., Visual acuity with lights of different colours and intensities. *Arch. Psychol.*, 1912, nº 20.

Rochon-Duvigneaud, A., Recherches sur la fovea de la rétine humaine et particulièrement sur le bouquet des cones centraux. *Arch. anat. micr.*, 1907, **9**, 315.

Roelofs, C. O., et Zeeman, W. P. C., Die Sehschärfe im Halbdunkel, zugleich ein Beitrag zur Kenntniss der Nachtblindheit. *Arch. Ophth.*, Leipzig, 1919, **99**, 174.

Rosenberg, G., Ueber den Funktionswechsel im Auge. Die Grenzen des Purkinjeschen Phänomens. *Z. Sinnesphysiol.*, 1928, **59**, 103.

Schaternikoff, M., Ueber den Einfluss der Adaptation auf die Erscheinung des Flimmerns. *Z. Psychol. und Physiol. Sinnesorgane*, 1902, **29**, 241.

Schultze, M., Zur Anatomie und Physiologie der Retina. *Arch. mikr. Anat.*, 1866, **2**, 175.

Sloan, L. L., The effect of intensity of light, state of adaptation of the eye, and size of photometric field on the visibility. A study of the Purkinje phenomenon. *Psychol. Monographs*, 1928, **38**, 1.

Smith, J. R., Spatial and binocular effects in human intensity discrimination. *J. Gen. Psychol.*, 1936, **14**, 318.

Steinhardt, J., Intensity discrimination in the human eye. I. The relation of $\Delta I/I$ to intensity. *J. Gen. Physiol.*, 1936, **20**, 185.

Steinheil, C. A., Elemente der Helligkeits-Messungen am Sternhimmel. *Abhandl. math-.phys. Cl. k. bayer. Akad. Wissensch.*, 1837, **2**, 1.

Stiles, W. S., et Crawford, B. H., The luminous efficiency of rays entering the eye pupil at different points. *Proc. Roy. Soc. London*, Series B, 1933, **112**, 428.

Von Studnitz, G., Ueber die Lichtabsorption der Retina und die photosensiblen Substanzen der Stäbchen und Zapfen. *Arch. ges. Physiol.*, 1932, **230**, 614.

Takagi, R., et Kawakami, R., Ueber das Wesen der Oguchischen Krankheit. *Klin. Monatsbl. Augenheilk.*, 1924, **72**, 349.

Talbot, H. F., Experiments on light. *Phil. Mag.*, [3], 1834, **5**, 321.

Tansley, K., The regeneration of visual purple : its relation to dark adaptation and night blindness. *J. Physiol.*, 1931, **71**, 442.

Treitel, T., Ueber Hemeralopie und Untersuchung des Lichtsinns. *Arch. Ophth.*, Leipzig, 1885, **31**, 139.

Trendelenburg, W., Quantitative Untersuchungen über die Bleichung des Sehpurpurs in monochromatischem Licht. *Z. Psychol. und Physiol. Sinnesorgane*, 1904, **37**, 1.

— Die objectiv feststellbaren Lichtwirkungen an der Netzhaut *Ergebn. Physiol.*, 1911, **11**, 1.

Troland, L. T., Apparent brightness ; its conditions and properties. *Trans. Ill. Eng. Soc.*, 1916, 947.

Uhthoff, W., Ueber das Abhängigkeitsverhältnis der Sehschärfe von der Beleuchtungsintensität. *Arch. Ophth.*, Leipzig, 1886, **32**, Abt. 1, 171.

— Weitere Untersuchungen über die Abhängigkeit der Sehschärfe von der Intensität sowie von der Wellenlänge im Spektrum. *Arch. Ophth.*, Leipzig, 1890, **36**. Abt. 1, 33.

Wald, G., Vitamin A in the retina. *Nature*, 1933, **132**, 316.
— Carotenoids and the vitamin A cycle in vision. *Nature*, 1934, **134**, 65.
— Vitamin A in eye tissues. *J. Gen. Physiol.*, 1935 *a*, **18**, 905.
— Carotenoids and the visual cycle. *J. Gen. Physiol.*, 1935 *b*, **19**, 351.
— Pigments in the retina. I. The bull frog. *J. Gen. Physiol.*, 1936, **19**, 781.
Wald, G., et Clark, A. B., Sensory adaptation and chemistry of the retinal rods. *Am. J. Physiol.*, 1936, **116**, 152.
Wald, G., et Hecht, S., The intensity discrimination and visual acuity of the fruit-fly, *Drosophila melanogaster*. *Arch. Scienze Biologiche*, 1933, **18**, 350.
Weber, E. H., De pulsu, resorptione, auditu et tactu : annotationes anatomicae et physiologicae. Leipzig, Köhler, 1834, pp. 175. Author's summary : Ueber den Tastsinn. *Arch. Anat. u. Physiol.*, 1835, 152.
Weigert, F., et Nakashima, M., Farbentüchtigkeit künstlicher Netzhaute. *Naturwissensch.*, 1929, **17**, 840.
— Photodichroismus und Photoanisotropie. VI. Die Farbenanpassung des Sehpurpurs. *Z. physik. Chemie*, *B*, 1930, **7**, 25.
Weiss, P., Das Resonanzprinzip der Nerventätigkeit, dargestellt in Funktionsprüfungen an transplantierten überzähligen Muskeln. *Arch. ges. Physiol.*, 1931, **226**, 600.
— Selectivity controlling the central-peripheral relations in the nervous system *Biol. Rev.*, 1936, **11**, 494.
Wilcox, W. W., The basis of the dependence of visual acuity on illumination. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, 1932, **18**, 47.
Winsor, C. P., et Clark, A. B., Dark adaptation after varying degrees of light adaptation. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, 1936, **22**, 400.
Wolf, E., The visual intensity discrimination of the honey bee. *J. Gen. Physiol.*, 1933 *a*, **16**, 407.
— On the relation between measurements of intensity discrimination and of visual acuity in the honey bee. *J. Gen. Physiol.*, 1933 *b*, **16**, 773.
Wolf, E., et Zerrahn-Wolf, G., Threshold intensity of illumination and flicker frequency for the eye of sunfish. *J. Gen. Physiol.*, 1936, **19**, 495.
Wright, W. D., The measurement and analysis of colour adaptation phenomena. *Proc. Roy. Soc.*, *B*, 1934, **115**, 49.
— Intensity discrimination and its relation to the adaptation of the eye. *J. Physiol.*, 1935, **83**, 466.
Wunder, W., Physiologische und vergleichend-anatomische Untersuchungen an der Knochenfischnetzhaut. *Z. vergleich. Physiol.*, 1925, **3**, 1.
Young, T., On the theory of light and colours. In volume 2 of Lectures in Natural Philosophy, London, printed for Joseph Johnson, St. Paul's Church Yard, by William Savage, 1807, pp. 613.
Zoth, O., Augenbewegungen und Gesichtswahrnehmungen. In Nagel, W., *Handbuch der Physiologie des Menschen*, Braunschweig, 1905, **3**, 283.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION

CHAPITRE I

La dualité de la fonction visuelle

CHAPITRE II

La vision dans le spectre

CHAPITRE III

Adaptation a l'obscurité

CHAPITRE IV

Discrimination de l'intensité

CHAPITRE V

Stimulation intermittente et Papillonnement

CHAPITRE VI

CHAPITRE VII

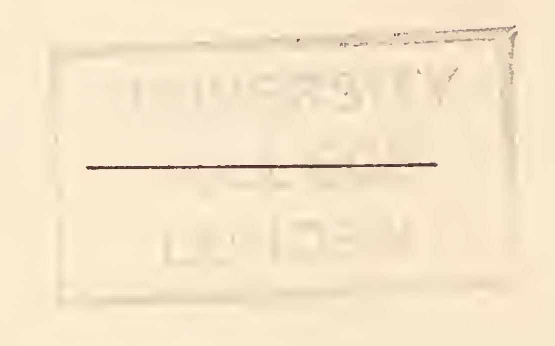
Acuité visuelle

CHAPITRE VIII

La nature de l'opération photoréceptrice

CHAPITRE IX

Comparaisons entre la théorie et les mesures



Saint-Amand (Cher), France. — Imprimerie R. Bussière. — 10-3-1938.




ACTUALITÉS SCIENTIFIQUES ET INDUSTRIELLES

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE MM.



J. PERRIN
Membre de l'Institut
Prix Nobel de Physique
Professeur à la Faculté des Sciences de Paris
ATOMISTIQUE

Marcel PRENANT
Professeur à la Sorbonne
I. — BIOLOGIE ÉCOLOGIQUE
II. — LEÇONS DE ZOOLOGIE

A. REY
Professeur à la Sorbonne
HISTOIRE DES SCIENCES

Y. ROCARD
Maître de Recherches
THÉORIES MÉCANIQUES
(Hydrodynamique-Acoustique)

R. SOUÈGES
Chef de Travaux à la Faculté de Pharmacie
EMBRYOLOGIE ET MORPHOLOGIE VÉGÉTALES

TAKAGI
Professeur à l'Université Impériale de Tokyo
MATHÉMATIQUES GÉNÉRALES

TAMIYA-(HIROSHI)
Membre du Tokugawa Biologisches Institut-Tokyo
BIOLOGIE (Physiologie cellulaire)

A. TCHITCHIBABINE
Membre de l'Académie des Sciences de l'U. R. S. S.
CHIMIE ORGANIQUE
(Série hétérocyclique)

Georges TEISSIER
Sous-directeur de la Station Biologique de Roscoff
BIOMÉTRIE ET STATISTIQUE BIOLOGIQUE

G. URBAIN
Membre de l'Institut
Professeur à la Faculté des Sciences de Paris
THÉORIES CHIMIQUES

Pierre URBAIN
Maître de Conférences à l'Institut d'Hydrologie et de Climatologie de Paris
GÉOCHIMIE

Y. VERLAINE
Professeur à l'Université de Liége
PSYCHOLOGIE ANIMALE

P. WEISS
Membre de l'Institut
Directeur de l'Institut de Physique de l'Université de Strasbourg
MAGNÉTISME

R. WURMSER
Directeur du Laboratoire de Biophysique de l'Ecole des Hautes Etudes
BIOPHYSIQUE

Actualités Scientifiques et Industrielles

Série 1937 ***(suite)*** **:**

564. BALACHOWSKY (A.). **Les cochenilles de France, d'Europe du Nord, de l'Afrique et du bassin méditerranéen. Caractères généraux des cochenilles. Morphologie interne.** IIe partie.......... 20 fr.
565. HACHTROUDI (M.). **Les espaces d'éléments à connexion projective normale**........ 25 fr.
566. GUICHARD (M.). **Essai sur les mesures scientifiques. I. De la sensation à la méthode de mesure**.......... 10 fr.
567. GUICHARD (M.). II. **Aperçu historique sur les mesures chimiques.** *a*) avant Lavoisier ; *b*) avec Lavoisier.......... 10 fr.
568. GUICHARD (M.). III. **Aperçu historique sur les mesures chimiques.** *c*) après Lavoisier 12 fr.
569. JEUNEHOMME (W.). **Calcul des équilibres physico-chimiques à l'aide des données de la spectroscopie**.......... 25 fr.
570. VALIRON (G.). **Sur les valeurs exceptionnelles des fonctions méromorphes et de leurs dérivées**.......... 15 fr.
571. VASILESCO (F.). **La notion de capacité**.......... 15 fr.
572. ENRIQUES (F.) et DE SANTILLANA (G.). **Le problème de la connaissance. Empirisme et rationalisme grecs**.......... 15 fr.
573. ENRIQUES (F.) et DE SANTILLANA (G.). **Platon et Aristote**.......... 15 fr.
574. BEDEAU (F.). **Théorie et technique du bruit de fond (Effets Schottky et Termique)**.. 25 fr.
575. BRUNSCHWICG (L.). **L'actualité des problèmes platoniciens**.......... 8 fr.




LISTE COMPLÈTE A LA FIN DU VOLUME

SAINT-AMAND (CHER). — IMPRIMERIE R. BUSSIÈRE.

